

SÉRIE A, N° 914
N° D'ORDRE :
1734

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Edmond SOLLAUD

AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ
PRÉPARATEUR A LA SORBONNE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'EMBRYOGÉNIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES
DE LA SOUS-FAMILLE DES *Palemoninæ*.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 2^e février 1923 devant la Commission d'examen

Président : MM. CAULLERY.
Examineurs } LÉON BERTRAND.
BLARINGHEM.

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique,
3, Rue d'Ulm

1923

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Edmond SOLLAUD

AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ

PRÉPARATEUR A LA SORBONNE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'EMBRYOGÉNIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES
DE LA SOUS-FAMILLE DES *Palemoninæ*.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 2^e février 1923 devant la Commission d'examen

Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { LÉON BERTRAND.
BLARINGHEM.

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
3, Rue d'Ulm

1923

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... MOLLIARD, *Prof.*... Physiologie végétale.
Doyen honoraire.... P. APPELL.

Profess. honoraires. { P. PUISEUX.
 VÉLAIN.
 BOUSSINESQ
 PRUVOT.

E. PICARD.....	Analyse supér. et algèbre supérieure.
G. BONNIER.....	Botanique.
KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
GOUSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER.....	Chimie organique.
JOANNIS.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET.....	Electrotechnique générale.
WALLERANT.....	Minéralogie.
ANDOYER.....	Astronomie.
PAINLEVÉ.....	Mécanique anal. et mécan. céleste.
HAUG.....	Géologie.
H. LE CHATELIER.....	Chimie générale.
G. BERTRAND.....	Chimie biologique.
M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés)
C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
G. URBAIN.....	Chimie minérale.
EMILE BOREL.....	Calcul des probabilités et phys. mathém.
MARCHIS.....	Aviation.
JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
ABRAHAM.....	Physique.
CARTAN.....	Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD.....	Géométrie supérieure.
LAPICQUE.....	Physiologie.
GENTIL.....	Géographie physique.
VESSIOT.....	Théorie des groupes et calc. des variat.
COTTON.....	Physique générale.
DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
C. FABRY.....	Physique.
CHARLES PÉREZ.....	Zoologie
LÉON BERTRAND.....	Géologie appliquée et géologie région.
DANGEARD.....	Botanique (Enseignement P. C. N.).
LESPIEAU.....	Théories chimiques.
LEDUC.....	Physique théorique et phys. céleste.
MONTEL.....	Mathématiques générales.
MAURAIN.....	Physique du Globe.
N.....	Anatomie et physiologie comparées.
HEROUARD.....	Zoologie.
RÉMY PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
SAGNAC.....	Physique théorique et physique céleste.
RABAUD.....	Biologie expérimentale.
PORTIER.....	Physiologie.
BLAISE.....	Chimie organique.
PÉCHARD.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).
AUGER.....	Chimie analytique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.
GUILLET.....	Physique.

Secrétaire..... D. TOMBECK.



A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

A MA MÈRE

A MA FIANCÉE

A mes maîtres, MM. :

E.-L. BOUVIER

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE.

M. CAULLERY

PROFESSEUR A LA SORBONNE,
DIRECTEUR DE LA STATION ZOOLOGIQUE DE WIMEREUX.

L. CHARBONNEL-SALLE

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BESANÇON.

Hommage respectueux et reconnaissant.

Edmond SOLLAUD

Préparateur à la Sorbonne

RECHERCHES SUR

L'EMBRYOGÉNIE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES

de la sous-famille des « *Palæmoninæ* »

Avec les planches doubles I-V et 17 fig. dans le texte.

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	4
INTRODUCTION	8

A. Les *Palæmoninæ* ; espèces étudiées, p. 8. — B. La chambre incubatrice. *Caractères sexuels périodiques* en rapport avec l'incubation ; leur déterminisme, p. 12. — C. Aspect extérieur, nombre et dimensions des œufs, p. 22. — D. Revue sommaire des travaux relatifs à l'embryogénie des *Caridea*, p. 24. — E. Technique, p. 29.

PREMIÈRE PARTIE

Segmentation et formation des feuilletts. L'ébauche embryonnaire.

I. L'OEUF FÉCONDÉ ; ÉTABLISSEMENT DE LA POLARITÉ	32
II. LE SYNCYTIUM INTRAVITELLIN ET LA FORMATION DES PREMIERS BLASTOMÈRES	37
III. LA SEGMENTATION ; LA MORULA	43
1. Les phénomènes externes de la segmentation ; <i>micromères</i> et <i>macromères</i> , p. 43. — 2. Les phénomènes internes de la segmentation. Considérations générales sur les premiers stades de la segmentation dite « superficielle » des œufs centrotécithiques. Les <i>pyramides vitellines primaires</i> , p. 48.	
IV. LES PREMIÈRES CELLULES MIGRATRICES ENDOVITELLINES. — L'aire BLASTOPORIQUE ET LE BLASTOPORE PRIMITIF. — LE BLASTODERME	57
V. FORMATION DE L'ÉBAUCHE EMBRYONNAIRE	68
1. Évolution de l'aire blastoporique ; le <i>blastopore</i> définitif,	

p. 68. — 2. Migration et concentration des éléments du blastoderme; l'*aire embryonnaire* et le *sac vitellin*, p. 70.

VI. LA GASTRULATION ET L'ORIGINE DES TISSUS MÉSENODERMiques

76

1. La fente archentérique. Disparition du blastopore, p. 76. —
2. Cellules endovitellines primaires et secondaires; le *mésenchyme intravitellin* et les véritables éléments endodermiques ou *vitellophages*, p. 80. — 3. Le *disque germinatif* et l'origine du *mésoderme*, p. 88. — 4. Quelques considérations générales sur la différenciation des feuilletts embryonnaires chez les Palémoninés, p. 94.

DEUXIÈME PARTIE

L'embryon primaire; différenciation du céphalon et du telson. La zone germinative téloblastique.

I. DIFFÉRENCIATION DE LA RÉGION ANTÉRIEURE DU CORPS. 97

1. Les bandelettes embryonnaires et la formation des organes pairs de l'*embryon nauplien*, p. 97. — 2. Le *stomodéum*, p. 104.

II. DIFFÉRENCIATION DE L'EXTREMITÉ POSTÉRIEURE DE L'EMBRYON NAUPLIEN 107

1. La première ébauche du *telson*; apparition du *proctodéum*, p. 107. — 2. La flexion ventrale du corps; formation de la *papille caudale*, p. 110. — 3. Les *téloblastes*. Evolution du telson, p. 113.

III. L'aire embryonnaire à la fin de la phase NAUPLIENNE. LA MUE NAUPLIENNE. 120

IV. ACHÈVEMENT DE L'EMBRYON PRIMAIRE 123

1. Formation des appendices postérieurs du céphalon, p. 123. — 2. Définition de l'*embryon primaire*; sa constitution définitive; p. 125. — 3. La position de l'embryon à la surface de l'œuf et ses rapports avec le sac vitellin, p. 127.

TROISIÈME PARTIE

Différenciation de l'embryon prozoéen.

I. DÉBUT DU FONCTIONNEMENT DE LA ZONE GERMINATIVE TÉLOBLASTIQUE. — TISSUS PRIMAIRES ET TISSUS SECONDAIRES. — NAUPLIUS ET TROCHOPHORE 129

II. FORMATION DES SEGMENTS POSTCÉPHALIQUES. 138

1. Apparition des trois premiers segments du péréon et des trois paires de *maxillipèdes*, p. 138. — 2. Évolution de la partie du corps située en arrière des maxillipèdes. Définition de l'*embryon prozoéen*, p. 145.

III. LE SAC VITELLIN ET LA PLAQUE APICALE. DESTRUCTION D'UNE PARTIE DE L'ECTODERME EXTRA-EMBRYONNAIRE. 147

IV. FORMATION DU MÉSENTÉRON 158

1. Évolution des *vitellophages*; formation de la *paroi provi-*

soire du mésentéron, p. 159. — 2. La « *lame endodermique* » des auteurs. Opinions diverses sur la première différenciation du mésentéron, p. 162. — 3. Évolution du *proctodéum* et formation de l'*ébauche épithéliale mésodermique du mésentéron*, p. 165. — 4. Développement de la paroi épithéliale définitive du mésentéron, p. 169. — 5. Conclusions et comparaisons. Les feuillets embryonnaires primordiaux et la formation de l'intestin moyen, p. 173.

QUATRIÈME PARTIE

Les dernières phases de l'embryogénèse

I. DÉVELOPPEMENT DE LA FORME EXTÉRIEURE DU CORPS	183
II. CHANGEMENTS DANS LA FORME ET LES DIMENSIONS DE L'ŒUF. — DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE	186
III. L'EXUVIE PROZOËENNE. L'ÉCLOSION	189

CINQUIÈME PARTIE

Interprétations et hypothèses. Considérations morphogénétiques.	193
I. DÉBUT DES PROCESSUS MORPHOGÈNES. NATURE DE CES PROCESSUS.	194
II. SIGNIFICATION DE L'EMBRYON PRIMAIRE. L'ONTOGÈNESE ET LE PASSÉ DE L'ESPÈCE. L'ARCHINAUPLIUS	204
III. SIGNIFICATION DE L'EMBRYON PROZOËEN	215
IV. LA FORMATION DE LA PAPILLE CAUDALE ET LE DÉTERMINISME DE LA FLEXION VENTRALE DU CORPS. HÉRÉDITÉ OU CAUSES ACTUELLES.	217
RÉSUMÉ	225
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	232

Explication des planches.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire expose et interprète une partie des résultats obtenus au cours de recherches poursuivies depuis plusieurs années sur les Crustacés décapodes de la sous-famille des *Palæmoninæ*. Mon choix s'est porté sur ce groupe, parce qu'il m'a semblé offrir des conditions particulièrement favorables pour l'étude d'un certain nombre de questions importantes touchant aux grands problèmes généraux de l'adaptation et de l'évolution. Si les Palémoninés de la faune française habitent soit les eaux marines qui baignent nos côtes, soit les eaux saumâtres supralittorales, un grand nombre des espèces qui peuplent les régions chaudes se montrent douées d'une euryhalinité beaucoup plus étendue ; fréquentes dans les estuaires et les lagunes, non seulement elles sont capables de vivre dans des eaux dont le degré de salure est égal à celui de la mer, mais elles remontent fort loin dans les rivières, souvent jusque dans les ruisseaux de montagnes, et constituent un élément très important de la faune des eaux douces. La plupart semblent même ne plus se rencontrer que d'une façon accidentelle au voisinage des embouchures, ou se montrent franchement et exclusivement dulçaquicoles. Mais, d'une façon générale, la distribution géographique des Palémoninés fluviatiles offre des particularités que l'on n'arrive à expliquer d'une façon satisfaisante qu'à la condition d'admettre l'immigration récente de ces Crustacés du domaine maritime dans le domaine des eaux continentales. Il semble donc que l'on puisse saisir sur le fait, à l'époque actuelle, l'adaptation progressive d'un groupe d'animaux marins à la vie dans les eaux douces. Par isolement dans des bassins fluviaux plus ou moins distants, il se constitue peu à peu des races géographiques, qui sont autant d'espèces naissantes ; les recherches relatives à la systématique et à la chorologie des Palémoninés fluviatiles sont donc susceptibles d'éclairer le problème de la genèse des espèces animales.

En outre, il est intéressant de se demander si le passage de l'eau de mer à l'eau douce peut déterminer des variations morphologiques perceptibles, et l'on peut chercher à résoudre cette question en ayant recours non seulement à l'observation pure mais encore à l'expérimentation, celle-ci étant facilement applicable aux formes particulièrement euryhalines. D'autre part, on observe fréquemment dans l'étendue d'un même genre, parfois entre races géographiques d'une même espèce, des différences profondes dans le mode de développement, autrement dit des cas de *pæcilogonie* ; aux ontogénies dilatées, où l'éclosion donne naissance à une larve *Zoea*, s'opposent des ontogénies condensées, où le développement se poursuit plus loin à l'intérieur de l'œuf, qui est alors de grande taille, à cause de l'abondance des réserves vitellines. Or, l'accroissement de la provision de nourriture amassée dans l'œuf et la condensation de l'ontogénie, qui lui est directement liée, paraissent bien, de prime abord, être en relation avec l'adaptation à l'eau douce. Mais il s'agit d'établir quel est le sens de cette relation : le fait de vivre dans des eaux de moins en moins salées a-t-il été la cause immédiate de l'accroissement du volume de l'œuf ? ou bien la condensation du développement a-t-elle été acquise antérieurement, dans les eaux marines, indépendamment des conditions de vie actuelles, et a-t-elle seulement facilité ou rendu possible la pénétration en eau douce ? c'est, on le sait, ce dernier point de vue que soutiennent les champions de la théorie de la *préadaptation*. L'étude détaillée des différents types d'ontogénèse, poursuivie parallèlement à celle de l'éthologie et des rapports de parenté qui unissent les espèces ou races considérées, jette une vive lumière sur ce problème et nous permettra de prendre position dans le débat.

Tenant à acquérir une connaissance détaillée, et aussi précise que possible, du matériel sur lequel portaient mes observations et expériences, j'ai cru bon d'étendre mes investigations aux phénomènes du développement embryonnaire, et de suivre les processus morphogénétiques dès leurs premières manifestations dans l'agrégat cellulaire issu du cloisonnement de l'œuf. L'analyse de ces processus m'a paru indispensable pour arriver à une compréhension exacte de la première forme larvaire. Cette partie de mes recherches, la dernière en date, était tout d'abord

destinée, dans mon esprit, à ne servir en quelque sorte que d'introduction à l'étude des formes larvaires. Il s'est trouvé qu'elle m'a fourni une ample moisson de faits nouveaux, qui justifie une publication indépendante ; le présent travail lui est entièrement consacré. J'ai laissé de côté à peu près tout ce qui touche à l'organogénèse proprement dite, me bornant à étudier, avec la segmentation et la différenciation des feuilletts embryonnaires, l'établissement graduel de la forme générale du corps. Je me suis constamment efforcé de saisir le déterminisme des phénomènes observés, de dégager notamment la part qui doit être faite aux causes actuelles, aux conditions dans lesquelles le protoplasme spécifique est appelé à manifester ses propriétés, et la part qui revient à l'hérédité, c'est-à-dire à la constitution même de ce protoplasme, et par suite au passé de l'espèce considérée. Tout ce qui a trait au développement larvaire et aux métamorphoses, aux cas de pœcilogonie et à leur déterminisme, fera l'objet d'un second mémoire actuellement en préparation. Différentes questions, sur lesquelles j'ai recueilli d'abondants documents tout au début de mes recherches, et qui se rapportent à la systématique, à l'éthologie et à la géonomie, seront traitées ultérieurement, avec des considérations relatives à l'évolution générale du groupe.

*
**

Entreprises aux laboratoires de Roscoff et de Saint-Waast-la-Hougue, mes recherches sur le développement des Paléominés ont été achevées à la station zoologique de Wimereux, où M. le professeur CAULLERY a bien voulu m'agréer comme préparateur, et où il ne m'a ménagé ni ses conseils ni ses pressants encouragements ; je le prie d'agréer l'expression de ma vive gratitude pour l'intérêt qu'il n'a cessé de porter à mon travail.

Qu'il me soit également permis d'exprimer ici toute ma reconnaissance à mes maîtres de la Faculté des Sciences de Besançon, et avant tout à M. le professeur CHARBONNEL-SALLE, qui, par l'attrait et la remarquable clarté de son enseignement, a en grande partie décidé de ma vocation de zoologiste ; j'associerai à son nom ceux de MM. les professeurs MAGNIN, FOURNIER et PARMENTIER, qui m'ont toujours, eux aussi, honoré de leur

amitié, et ont droit, à des titres divers, à ma sincère gratitude.

Je ne saurais dire tout ce que je dois à M. le professeur BOUVIER, qui m'a si aimablement accueilli à son laboratoire, où il a guidé avec tant de bienveillance mes premières recherches et a su me communiquer son enthousiasme. Ma gratitude va également à MM. les professeurs GRAVIER et GRUVEL pour l'intérêt qu'ils ont bien voulu me témoigner et les facilités de travail qu'ils m'ont accordées.

Je tiens également à assurer de ma reconnaissance MM. les professeurs PÉREZ et COUTIÈRE pour les conseils éclairés qu'ils m'ont donnés à diverses reprises.

J'adresserai enfin mes très vifs remerciements, d'une part à la Société d'Émulation du Doubs, qui, en me décernant jadis la pension GRENIER, m'a déchargé du soin des préoccupations matérielles immédiates et m'a permis d'aborder la voie de la recherche scientifique désintéressée; d'autre part à la Commission technique de la Caisse des recherches scientifiques, qui m'a fourni les moyens de mener mes travaux à bonne fin, et au Conseil de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris, qui en m'attribuant la bourse HENRY DEUTSCH de la MEURTHE, m'a permis d'en publier les résultats.

Besançon, 29 octobre 1922.

INTRODUCTION

A. Les « *Palæmoninæ* ». Espèces étudiées.

Sans qu'il y ait lieu d'entrer ici dans des détails sur la morphologie des *Palæmoninæ*, sur leur position systématique ou sur leur bionomie, je crois bon néanmoins, avant d'entreprendre l'étude de leur ontogénèse, de donner tout d'abord une idée générale du groupe et quelques indications sommaires sur les espèces qui seront particulièrement étudiées.

L'exemple qui se présente immédiatement à l'esprit, comme correspondant au type le plus représentatif des Palémoninés, c'est le *Leander serratus* (Pennant) (souvent encore désigné, à tort, sous le nom de *Palæmon serratus*), c'est-à-dire la vulgaire « Crevette rose », abondamment pêchée sur une grande étendue de notre littoral ; notre faune renferme d'ailleurs quelques autres espèces du même genre, qui est largement répandu à la surface du globe. On sait encore qu'un représentant d'un genre voisin, le *Palæmonetes varians* (Leach), constitue, tout le long des côtes occidentales de l'Europe et en certains points du bassin occidental de la Méditerranée, un des éléments les plus caractéristiques des associations propres aux faciès saumâtres supralittoraux ; tandis qu'ailleurs des formes très voisines, qu'on peut considérer comme n'étant que des races géographiques de la même espèce, vivent dans les eaux continentales ; c'est un animal devenu classique par son soit-disant « polymorphisme pœcilogonique » (Voir SOLL., 1912), dont nous cherchons ailleurs à dégager la signification exacte.

Mais la plupart des représentants de la sous-famille appartiennent au grand genre *Palæmon*, qui pourtant est en général moins connu, parce que la plupart de ses espèces, dont le nombre s'élève à près de cent-vingt, habitent surtout les rivières intertropicales. Tandis qu'un certain nombre, par leur taille et la forme générale de leur corps, ressemblent plus ou moins

aux *Leander* de nos côtes, d'autres acquièrent de plus grandes dimensions et peuvent mesurer jusqu'à 20 centimètres de la pointe du rostre à l'extrémité du telson; il en est même dont la longueur totale atteint près de 40 centimètres lorsqu'on fait entrer en ligne de compte les chélipèdes. Par leur corps plus massif et leurs allures plus lourdes, par leurs fortes pattes marcheuses et leurs grosses pinces garnies d'épines, ces espèces offrent des caractères de convergence vers les Décapodes du groupe des *Macrura reptantia*; et d'ailleurs, fait suffisamment caractéristique, elles sont désignées en divers pays sous le nom d'*Écrevisses*. Il va de soi que la simple position des grosses pinces, qui sont portées par les pattes de la deuxième paire et non par celles de la première, permet à elle seule de distinguer aisément, de prime abord, les Palémons fluviatiles des Écrevisses; celles-ci font d'ailleurs défaut, comme on sait, dans la plupart des territoires intertropicaux habités par les premiers, où les eaux douces renferment par contre en abondance des crevettes de la famille des *Atyidæ*, et des crabes, qui appartiennent surtout à la famille des *Potamonidæ*.

Avec quelques autres genres qui ne comprennent qu'un nombre très réduit d'espèces (*Brachycarpus* Bate, *Coutierella* Soll., *Pseudopalamon* Soll.), les genres *Palamon* Fabr., *Leander* Desm. et *Palæmonetes* Heller, forment la sous-famille des *Palæmoninæ*, le terme de *Palæmonidæ* devant s'appliquer à un groupement plus vaste (BORRADAILE, 1907). Bien qu'ils appartiennent à un ensemble très homogène, il est en effet difficile d'en séparer, morphologiquement, un certain nombre d'autres *Caridea*, avec lesquels on a été conduit à les englober dans une famille unique. Ce sont surtout les *Pontoniinæ*, groupe essentiellement marin, dont les nombreuses espèces sont principalement répandues dans les mers chaudes, et où l'on observe une tendance marquée au commensalisme ou à l'inquilinisme. A la même famille appartiennent encore les *Typhlocaridinæ*, avec l'unique genre *Typhlocaris* Calm., qui paraît habiter normalement les eaux souterraines (des deux espèces connues, l'une a été découverte en Palestine, dans un bassin de maçonnerie alimenté souterrainement, l'autre dans une grotte, en Cyrénaïque). Il en est probablement de même du genre *Euryrhynchus* Miers, dont les affinités sont encore douteuses, mais qui devra à peu près

sûrement être rangé parmi les Palémonidés ; les deux espèces qui le composent ont été trouvées dans des puits, à Cayenne et à Parà, c'est-à-dire dans les régions qui avoisinent les bouches de l'Amazonie. Quant au genre *Desmocarid* Soll., qui vit en eau douce sur le pourtour du golfe de Guinée, et que l'on rattache habituellement à la famille des Palémonidés, je montrerai ailleurs qu'il en diffère notablement et doit constituer le type d'une famille distincte, celle des *Desmocarididæ* ⁽¹⁾.

Dans l'ensemble, les *Palæmonidæ* représentent l'un des rameaux les plus évolués du phylum des *Caridea*. Si on les compare à des *Caridea* plus archaïques, tels que les *Hoplophoridæ*, qui sont des Crustacés marins pour la plupart bathypélagiques, ou aux *Atyidae*, qui en sont extrêmement voisins mais vivent en eau douce, on voit qu'ils en diffèrent par un certain nombre de caractères qui indiquent une spécialisation plus marquée. C'est ainsi que l'extrémité libre des mandibules est profondément bipartite et apparaît nettement divisée en un processus sécant et un processus molaire ; que les antennes de la première paire se montrent plus ou moins nettement triflagellées, par suite de l'individualisation d'un rameau purement olfactif. D'autre part on observe que certains appendices ont subi, par rapport aux types primitifs, une grande simplification de structure ; c'est notamment le cas pour les pattes, où le système des exites est extrêmement réduit ; il n'en subsiste qu'un seul, en effet, au niveau de chacune d'elles, sous la forme d'une pleurobranchie. Si, dans la plupart des cas, les quatre premières paires de pattes portent encore des exopodites durant la vie larvaire, ceux-ci disparaissent toujours complètement au moment de la métamorphose, contrairement à ce qui se passe chez beaucoup de *Caridea* inférieurs. Enfin il n'apparaît plus à aucun moment, sur les pattes, de formations épipodiales. Sans insister davantage, nous aurons suffisamment caractérisé la famille des *Palæmonidæ* en ajoutant que les pinces qui terminent les pattes de la première paire sont toujours grêles, et que les pinces portées par les pattes de la deuxième paire, constamment plus grosses et plus robustes, s'articulent sur un carpe formé d'une seule pièce.

(1) Un lapsus m'avait fait employer, dans une note préliminaire (SOLL., 1911), le terme incorrect de *Desmocaridæ*.

*
* *

Bien que des observations éparses aient pu être faites sur un assez grand nombre d'espèces, c'est seulement chez deux *Leander* marins, *L. serratus* (Penn.) et *L. squilla* (Linné), tous deux faciles à élever au laboratoire, que j'ai suivi d'une façon continue la marche du développement embryonnaire. Fort communs sur nos côtes, tant occidentales que méridionales, où ils s'abritent dans les herbiers de Zostères ou parmi les Algues brunes qui recouvrent les parties rocheuses du littoral, ce n'est que dans leur tout premier âge qu'ils s'aventurent sur les banes sablo-vaseux découverts, sans végétation, où on peut alors les pêcher en même temps que la « Crevette grise », *Crangon vulgaris* (Linné), qui est le type d'une famille toute différente, celle des *Crangonidæ*. Ils sont d'ailleurs souvent mélangés, surtout sur les fonds sablo-vaseux à Zostères, avec une autre espèce, *L. adpersus* (Rathke), qui est particulièrement abondante dans les étangs littoraux, bien que ce ne soit point là son habitat exclusif. Ces trois *Leander* sont de beaucoup les plus communs sur les côtes de France. *L. serratus* semble rechercher des eaux claires et bien aérées ; il est aussi plus sténotherme que ses congénères. Les deux autres espèces sont d'une façon générale moins exigeantes ; elles s'accommodent d'eaux moins aérées et probablement de variations de température, peut-être aussi de salinité, plus étendues ; on les rencontre plus souvent aux embouchures des cours d'eau, parfois aussi dans des fossés ou étangs supralittoraux à eaux plus ou moins stagnantes ; leur aire de répartition déborde vers le Nord les limites du domaine où vit *L. serratus*. Les trois espèces coexistent dans le bassin de la Méditerranée et sur une grande étendue des côtes de l'Europe occidentale ; mais *L. serratus* devient rare dans la mer du Nord ; il ne pénètre pas dans la Baltique et ne remonte point le long du littoral norvégien. *L. adpersus* et *L. squilla* se rencontrent au contraire dans la Baltique et dans les fjords des côtes occidentales de la Norvège. Le domaine de *L. squilla* s'étend en outre bien plus loin vers le Sud, car sa présence a été reconnue à Madère, aux Canaries, aux Açores, aux îles du Cap Vert ; il paraît exister également sur les côtes du Sénégal et de la Guinée ; on l'a même signalé jusque dans l'Afrique du

Sud, mais le fait demanderait confirmation. Il est juste d'ajouter que cette espèce, comme l'ont montré les belles recherches systématiques de DE MAN (1915), semble devoir être subdivisée en un certain nombre de races géographiques ou sous-espèces distinctes.

Tous les matériaux utilisés pour l'étude du développement de *L. serratus* et de *L. squilla* ont été recueillis exclusivement dans la Manche. Les femelles ovigères de *L. squilla* (il s'agit, sur toutes les côtes occidentales de la France, de *L. squilla intermedia* de Man) sont abondantes à la fin du printemps et au début de l'été. Chez *L. serratus*, on peut trouver des femelles ovigères durant la plus grande partie de l'année ; elles ne font entièrement défaut qu'à la fin de l'été et au début de l'automne (Voir SOLL., 1916).

B. La chambre incubatrice. Caractères sexuels périodiques en rapport avec l'incubation ; leur déterminisme.

Nous n'envisagerons pas ici les différents processus dont l'ensemble constitue les fonctions de reproduction ; cela nous entraînerait beaucoup trop en dehors des limites de notre sujet. Cependant, avant d'aborder l'étude des phénomènes de l'embryogénèse, il me paraît indispensable de situer les œufs dans lesquels ces phénomènes se déroulent, et d'établir dans quelles conditions ils se développent.

On sait que, chez presque tous les Crustacés décapodes (il faut faire exception pour les *Penæidea*), les œufs ne sont pas livrés à eux-mêmes et abandonnés dans le milieu ambiant, mais que la femelle les porte avec elle, au-dessous de son abdomen, jusqu'au moment de l'éclosion ; il en résulte qu'un dimorphisme sexuel plus ou moins prononcé s'observe toujours dans la structure de l'abdomen et de ses appendices. Chez les *Caridea*, la femelle possède une véritable chambre incubatrice, différenciée aux dépens de la moitié proximale du pléon⁽¹⁾ ; elle est bien délimitée en haut et sur les côtés, mais

(¹) On sait que le corps des Malacostracés est formé d'un certain nombre de régions successives qui sont, d'avant en arrière : le céphalon, le péréion, le pléon et le telson ; l'ensemble des deux premières constitue le céphalothorax ou céphalopéréion, l'ensemble des deux dernières l'abdomen ou pléotelson.

reste ouverte vers le bas ; les œufs viennent s'y amasser après avoir été fécondés dans les voies génitales.

Dans les *Palæmoninæ*, le plafond de la chambre incubatrice est formé par la face sternale des trois premiers pléonites ⁽¹⁾, qui se montre chez la femelle considérablement élargie. Ses parois latérales sont surtout représentées par les trois premières paires de pleurons, qui descendent verticalement vers le bas et prennent un plus grand développement que dans l'autre sexe. Ces parois sont d'ailleurs susceptibles de se distendre dans une certaine mesure au niveau du deuxième pléonite, grâce à un dispositif particulier aux *Caridea* : les pleurons de ce segment recouvrent en effet de leurs bords, non seulement ceux du segment suivant, comme il est de règle, mais encore ceux du segment précédent ; par suite ils peuvent céder quelque peu et s'écarter plus aisément, sous l'action de la poussée qui s'exerce sur leur face interne, lorsque les œufs viennent s'accumuler au-dessous de l'abdomen.

Par suite du grand développement que prennent les sternites aux trois premiers segments du pléon, les bases d'insertion des pléopodes correspondants, qui sont toujours contiguës aux pleurons, se trouvent, chez la femelle, reportées à droite et à gauche, très loin de la ligne médiane. De plus, leur sympodite, c'est-à-dire leur portion basilaire indivise, qui porte les rames natatoires, atteint une bien plus grande longueur que chez le mâle. Dans ce dernier, il est essentiellement constitué par la *basis*, qui s'articule sur l'abdomen par l'intermédiaire d'une courte *coxa* ; il comprend donc deux articles seulement. Chez la femelle au contraire, j'ai observé que, entre la *coxa* et la paroi du corps, s'intercale une longue pièce supplémentaire (fig. I A et B, Pr.), que l'on doit considérer comme une *præ-coxa* ; la partie basilaire du membre se présente alors avec sa structure typique, puisqu'elle apparaît formée d'une série de trois articles : *præcoxa*, *côxa* et *basis*. Cet allongement des sympodites accroît d'autant, suivant le sens dorso-ventral, l'espace qui est réservé aux œufs ; ces derniers, en effet, ne sont pas localisés dans l'intervalle délimité par les pleurons droits

(1) Il est commode de désigner par les termes de *céphalonites*, *péréionites* et *pléonites*, les segments qui appartiennent respectivement au céphalon, au péréion et au pléon.

et gauches, à travers lesquels on les voit par transparence ; une partie de leur masse est protégée seulement par les sympodites des pléopodes, qui, par leur extrémité distale, descendent bien au-dessous du bord libre des pleurons et prolongent vers le bas les parois latérales de la chambre incubatrice ; bien qu'à ce niveau cette paroi soit à vrai dire incomplète, elle apparaît cependant assez nettement délimitée, car la face externe de la *basis* se continue vers l'arrière en une expansion foliacée, la *laine externe* (fig. I A et B, L. e.), toujours plus développée chez la femelle que chez le mâle. Les deux rames nataatoires flexibles (endopodite et exopodite), qui s'attachent à l'extrémité de chacun des sympodites, sont les seules parties des pléopodes antérieurs que l'on voie émerger à peu près en totalité de la masse des œufs.

Quant à la limite antérieure de la chambre incubatrice, elle est marquée par un arceau sternal plus ou moins saillant, à concavité postérieure, porté par le dernier segment du péréion. Enfin, l'espace réservé aux œufs est délimité en arrière par les sympodites des pléopodes de la quatrième paire, au niveau desquels s'observe un assez brusque rétrécissement de la face sternale du pléon ; en effet, contrairement à ceux qui les précèdent, ces appendices, comme ceux de la cinquième paire, sont rapprochés l'un de l'autre sur la ligne médiane, aussi bien chez la femelle que chez le mâle, et ne possèdent point d'article précoxal bien reconnaissable. Les trois derniers pléonites ne participent donc pas à la différenciation de la chambre incubatrice ; c'est qu'ils doivent conserver toute leur liberté de mouvement, car ils constituent avec le telson et les uropodes un ensemble synergique, un appareil puissamment musclé, capable de se replier ventralement, au-dessous des segments antérieurs ; on sait qu'il peut déterminer, par d'amples mouvements de flexion, une série de brusques reculs ou de sauts en arrière, qui permettent à l'animal de fuir avec rapidité lorsqu'il vient à être inquiété.

Les caractères sexuels secondaires qui viennent d'être décrits, et qui appartiennent en propre aux femelles, ne sont pas reconnaissables, ou ne sont que faiblement indiqués, dans les jeunes individus immatures ; c'est seulement au moment où va se produire la première ponte qu'ils apparaissent dans toute leur net-

teté, que la région antérieure de l'abdomen différencie ventralement une spacieuse cavité incubatrice, et que la base des pléopodes I à III s'étire en un long article précoxal. Ce sont donc des caractères sexuels secondaires tardifs ⁽¹⁾. Mais il semble bien que, une fois apparus, ils persistent d'une façon définitive ; ils deviendraient permanents dès la première période d'activité sexuelle. On les retrouve chez toutes les femelles adultes, non seulement dans les moments où elles portent des œufs, mais encore dans les intervalles qui séparent les différentes pontes.

A côté de ces caractères sexuels permanents, j'en ai reconnu d'autres, qui se manifestent d'une manière bien différente. Ils apparaissent seulement d'une façon transitoire au moment de la ponte et disparaissent lorsque la période d'activité sexuelle est passée : ce sont des *caractères sexuels périodiques*. Ils consistent surtout dans l'apparition temporaire de soies, de formes et de positions diverses, qui facilitent la fixation des œufs ou bien contribuent à délimiter d'une façon plus parfaite la chambre incubatrice. C'est ainsi que, après la mue qui précède immédiatement la ponte, il apparaît d'une façon constante un revêtement lâche de petites soies simples sur la face ventrale des pléonites I à III ; il en est de même sur la partie postérieure du dernier péréonite (celle qui s'étend en arrière de l'arceau sternal précédemment signalé), sur une partie au moins de la face ventrale du quatrième pléonite, et enfin sur la face interne des pleurons I à III. Mais surtout, il apparaît sur le bord interne des sympodites des pléopodes I à III, tout le long de la *basis*, une rangée de très fortes soies simples, longues et épaisses ; la plupart se montrent plus ou moins contournées, mais dans l'ensemble elles sont dirigées de dehors en dedans et viennent former une sorte de lacs à travers la cavité de la chambre incubatrice ; pour la commodité de la description nous leur donnerons le nom de *soies basales internes*, destiné à rappeler qu'elles naissent du bord interne de la *basis* (fig. I A et B,

(1) Il va sans dire qu'il n'est fait ici aucune allusion à d'autres caractères sexuels qui ne sont pas en rapport avec l'incubation et qui permettent de distinguer les sexes, même chez des exemplaires extrêmement jeunes, au simple examen de la morphologie externe : différences dans la position des orifices génitaux, dans la structure des pléopodes I et II, qui présentent chez le mâle des particularités sans doute en relation avec l'accouplement, etc.

S.i.); c'est autour d'elles surtout que viennent se fixer les œufs. De telles soies peuvent se retrouver sur les pléopodes IV, mais elles n'y forment pas une rangée continue et n'existent jamais là

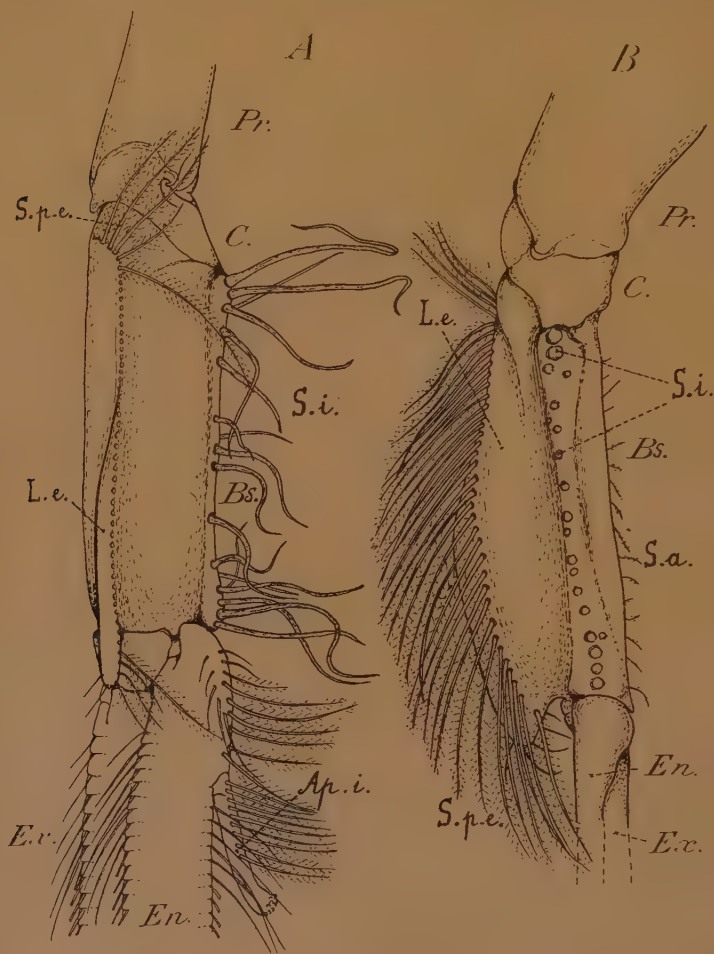


Fig. 1. — *Palaemonetes varians microgenitor* ♀ : Portion basilaire du pléopode II gauche, après la mue qui précède immédiatement la ponte (montrant quelques-uns des caractères sexuels secondaires périodiques en rapport avec l'incubation); vue, en A, par la face postéro-inférieure, en B, par la face interne.

Pr., *præcoxa*; *C.*, *coxa*; *Bs.*, *basis*; *En.*, *endopodite*; *Ex.*, *exopodite*; *L. e.*, *lame externe de la basis*; *S. i.*, *soies basales internes* (indiquées seulement par leurs insertions en B); *S. p. e.*, *soies basalès postéro-externes* (quelques-unes seulement sont dessinées en A); *S. a.*, *soies basalès antérieures*; *Ap. i.*, *appendix interna*. G. = 18.

qu'en très petit nombre, localisées au voisinage de l'articulation de la *basis* avec la *coxa*.

Le bord libre de la lame externe de la *basis*, aux trois paires antérieures de pléopodes, ne porte pas de soies en dehors des périodes de reproduction ou possède tout au plus quelques petites soies éparses; il en est ainsi du moins dans les formes européennes des genres *Leander* et *Palæmonetes*, et d'une façon générale, semble-t-il, chez la plupart des Palémoninés qui n'atteignent pas de très grandes dimensions. Au moment de la ponte, au contraire, on trouve ce bord garni d'une rangée serrée de grandes soies irrégulièrement barbelées, que nous appellerons, à cause de leur situation, *soies basales postéro-externes* (fig. I A et B, S. p-e.); leur ensemble forme une surface qui prolonge en quelque sorte vers l'arrière l'expansion foliacée de la *basis*. Sur le bord antérieur du même article existe une rangée plus ou moins nette de *soies basales antérieures* (fig. I B, S. a.); elles restent petites et relativement peu nombreuses aux pléopodes II et III. Aux pléopodes antérieurs par contre, il existe dans la même situation, au moment de la ponte, de nombreuses et grandes soies, qui contribuent à mieux fermer en avant la chambre incubatrice; des soies analogues apparaissent d'ailleurs au même moment tout le long de l'arceau sternal du dernier péréionite. D'autre part, un réseau serré de soies barbelées qui s'attachent sur le bord interne des sympodites des pléopodes IV ferme la chambre incubatrice en arrière. Ajoutons enfin que les soies qui garnissent le bord libre des pleurons antérieurs deviennent plus denses et prennent un plus grand développement. Cet ensemble de soies temporaires, qui viennent compléter dans une certaine mesure les parois de la chambre incubatrice, forme une sorte de corbeille treillissée qui semble prédestinée à recevoir les œufs au moment de la ponte.

Tandis que se fait la maturation des ovocytes, et que l'on voit par transparence le volume des ovaires s'accroître considérablement au-dessous de la carapace céphalothoracique, on peut assister au développement graduel des soies incubatrices; on les voit s'allonger peu à peu en s'insinuant au-dessous du revêtement cuticulaire externe, qui formera la prochaine exuvie; elles n'apparaissent au dehors que lorsque l'animal se débarrasse de cette exuvie, c'est-à-dire au moment de la mue qui

précède régulièrement l'accouplement et la ponte. Puis, lorsque le développement embryonnaire est terminé, elles sont rejetées, en même temps que les débris des membranes qui enveloppaient les embryons, lors de la mue que subit toujours la femelle peu après l'éclosion des larves. Si cette mue doit être suivie d'une deuxième ponte, elles sont immédiatement remplacées par un nouveau système de soies identiques. Dans le cas contraire il n'en subsiste aucune trace, et ce n'est qu'à la prochaine période de reproduction que l'on verra la chambre incubatrice acquérir de nouveau, et momentanément, sa différenciation complète.

Ces processus font penser aux modifications structurales qui affectent, chez les Mammifères, les parois de l'utérus, après la rupture d'un follicule de de Graaf, et ont pour résultat de permettre la fixation de l'œuf sur ces parois. Bien qu'il soit difficile actuellement d'en préciser quelque peu le mécanisme, ils sont manifestement liés à des changements qui surviennent dans l'activité métabolique de l'organisme femelle au moment de la maturation des ovocytes. D'autre part, on ne peut manquer d'être frappé en constatant que les soies temporaires, qui se forment immédiatement avant la ponte, se développent précisément, et d'une façon exclusive, sur des parties du tégument qui subiront le contact direct des œufs ; l'apparition temporaire d'une touffe de grosses soies autour des orifices génitaux femelles, sur les coxopodites des pattes de la troisième paire, ne fait que confirmer ce résultat général. Il me paraît difficile d'échapper à l'idée que le développement des soies incubatrices a tout d'abord été le résultat d'une action locale, extérieure, disons, pour employer une expression intentionnellement imprécise, d'une action irritante, exercée sur les téguments par les œufs imprégnés de liquide spermatique et du produit de la sécrétion des glandes annexes de l'appareil génital femelle. Tout au moins cette action locale a-t-elle pu être à l'origine, non certes la cause unique, mais l'un des termes indispensables d'un complexe de facteurs d'où dépendait la manifestation des caractères sexuels périodiques ; elle est susceptible, en tous cas, d'expliquer la localisation de ces caractères sur les parois de la chambre incubatrice. Les modifications du chimisme interne liées au développement des ovocytes s'étant trouvées constamment asso-

ciées à cette excitation locale, et en ayant reçu l'empreinte, seraient devenues capables de déclencher à elles seules la formation des soies incubatrices, indépendamment de toute action externe s'exerçant sur la partie correspondante des téguments. De là une apparence de finalité, l'impression d'une sorte de préadaptation au but à atteindre.

*
*
*

Il ne semble pas y avoir une différence absolue de nature entre les deux catégories dans lesquelles nous avons réparti les caractères sexuels secondaires liés à la différenciation d'une chambre incubatrice. Certains paraissent être en effet permanents ou périodiques suivant les espèces que l'on considère. C'est ainsi que, dans les formes européennes du genre *Palæmonetes*, il apparaît périodiquement, au moment de la reproduction, une rangée de grandes soies barbelées dans la partie proximale et interne de l'endopodite des pléopodes ; elle se continue directement le long du bord interne de l'*appendix interna*, aux pléopodes II à IV (fig. I A) ; ces soies sont moins constantes, et toujours moins nombreuses, quand elles existent, aux pléopodes V. Leur présence peut s'expliquer par le fait que, dans la position de repos, les rames natatoires sont plus ou moins relevées et étendues d'arrière en avant, de sorte qu'elles se trouvent en contact avec la masse des œufs, au moins par leur région basilaire. Il s'agit là d'un caractère essentiellement transitoire, que l'on ne retrouve pas, même chez les femelles de grandes dimensions, en dehors des périodes d'activité génitale. Or, chez certains *Leander*, par exemple chez *L. serratus*, s'il n'existe jamais de soies sur l'*appendix interna* des individus immatures, j'ai observé leur présence constante chez les femelles, qu'elles soient ovigères ou non, à partir d'une certaine taille. Il s'agit donc ici d'un caractère sexuel tardif, mais permanent. Il n'est pas impossible d'ailleurs que, dans une même espèce, ce caractère se montre tout d'abord périodique, durant une phase plus ou moins longue de l'existence, avant de se fixer d'une façon définitive ; c'est un point que des recherches plus précises permettraient d'élucider. Chez *Leander styliferus* (M.-E.), Palémonide marin fréquent dans les eaux indo-

chinoises, j'ai vu des soies plumeuses sur l'*appendix interna* chez des individus d'assez petite taille, qui même paraissaient encore immatures. Ces soies semblent être également permanentes chez la plupart des espèces du genre *Palæmon*.

Qu'elles soient transitoires ou permanentes, ces soies se montrent, dans la grande majorité des cas, l'apanage exclusif du sexe femelle. Pourtant j'ai observé dans deux espèces, d'ailleurs extrêmement rapprochées, *Palæmon jamaicensis* Herbst et *P. Vollenhoveni* Herklots, que l'*appendix interna* de l'endopodite des pléopodes porte une rangée de fortes soies, non seulement chez les femelles qui ont atteint l'âge de la reproduction, mais aussi chez les mâles âgés, lorsque leurs dimensions deviennent supérieures à 14 centimètres environ (de l'extrémité du rostre à l'extrémité du telson). Chez beaucoup de gros Palémons d'ailleurs, et c'est le cas pour les deux espèces qui viennent d'être mentionnées, on voit que, au-dessus d'une certaine taille, les mâles, aussi bien que les femelles non ovigères, sont munis de fortes soies sur le bord libre des pleurons, ou sur la lame externe des sympodites aux trois premières paires de nageoires abdominales; ils présentent donc d'une façon constante, à partir d'un certain âge, quelques particularités rappelant de plus ou moins loin certains des caractères qui apparaissent seulement d'une façon transitoire, chez la femelle, dans les formes de plus petite taille, où ils sont nettement en rapport avec les fonctions de reproduction. Le développement de telles soies est probablement ici en relation avec le rejet d'*excreta*, ou peut-être avec des modifications du chimisme interne liées à la sénescence.

..

Le plus important et le plus typique des caractères sexuels périodiques en relation avec la ponte est certainement l'apparition des énormes soies basales internes (fig. I A, S. i.); c'est surtout grâce à elles, en effet, que la masse des œufs peut se maintenir dans la chambre incubatrice pendant toute la durée du développement embryonnaire. Poussés au-dessous de l'abdomen, au moment de la ponte, par les pattes de la cinquième paire, ils viennent se fixer à ces soies, par l'intermédiaire d'un

liquide visqueux, qui est probablement sécrété par les parois des oviductes et qui se durcit rapidement. Il se dépose ainsi autour de chaque œuf un mince enduit hyalin, la *membrane cémentaire*, qui lui forme une enveloppe complète doublant extérieurement la membrane vitelline. Cette enveloppe offre plusieurs expansions en forme de lames; un certain nombre viennent engluer les soies des sympodites, tandis que les autres se soudent aux expansions qui émanent des œufs voisins; de la sorte, bien que tous les œufs d'une même ponte ne puissent évidemment s'attacher d'une façon directe aux soies de la chambre incubatrice, il s'établit entre eux une solide cohésion qui les maintient groupés en une masse unique. Lorsqu'il n'y a pas eu fécondation, et que par conséquent les parois de l'oviducte n'ont pas subi le contact du sperme, leur sécrétion est soit quantitativement insuffisante, soit qualitativement différente; toujours est-il que la cohésion qui s'établit entre les œufs, de même que leur fixation aux soies, sont très imparfaites; il suffit alors de quelques violents coups de queue de l'animal pour qu'ils se détachent et que leur masse se désagrège et se disloque plus ou moins rapidement. Dans ces conditions il est rare que, deux ou trois jours après la ponte, la chambre incubatrice ne soit pas entièrement vide.

Le développement des œufs cesse plus ou moins tôt lorsqu'on les extrait de la chambre incubatrice; ils trouvent donc sous l'abdomen de la femelle un ensemble de conditions nécessaires à la marche normale de l'embryogénèse. Il est difficile de préciser la nature de ces conditions, mais on peut remarquer que, même dans les moments où la femelle se tient au repos, ses pléopodes sont très souvent animés de mouvements rythmiques, ce qui fait que les œufs se trouvent presque constamment agités. Il est probable que l'on ne peut invoquer une simple question d'aération, car je n'ai pas pu obtenir le développement d'œufs isolés, maintenus dans une eau où une oxygénation intense était assurée par des dispositifs divers; or il est certain que, bien que restant à peu près immobiles sur le fond, ils se trouvaient dans un milieu au moins aussi oxygéné que celui qui baigne les œufs situés au plus profond de la chambre incubatrice, tout contre la paroi ventrale de l'abdomen. Ces essais n'ont d'ailleurs porté que sur des œufs très jeunes; peut-

être les résultats auraient-ils été différents dans des phases plus avancées du développement. Il est possible que l'agitation entretenue par les battements des pléopodes constitue une sorte de stimulus nécessaire pour le déclenchement de certains processus ontogénétiques; peut-être aussi détermine-t-elle dans le vitellus une sorte de brassage relatif qui s'opposerait à l'accumulation des déchets au contact immédiat de l'aire embryonnaire.

C. Aspect extérieur, nombre et dimensions des œufs.

L'œuf, observé dans la chambre incubatrice peu après la ponte, n'est pas tout à fait sphérique. Il revêt à peu près la forme d'un ellipsoïde de révolution; mais, durant la plus grande partie du développement, le grand axe n'a qu'une prédominance assez peu marquée sur le diamètre équatorial; nous verrons par contre que cette prédominance s'accroît dans une forte mesure vers la fin de l'embryogénèse, en même temps que s'accroît le volume total. Sa coloration générale, du moins chez les Palémoninés de nos côtes, est d'un brun verdâtre assez foncé; c'est la coloration propre du vitellus nutritif, qui forme la majeure partie du contenu. Il apparaît bientôt à la surface une petite lentille mince et transparente, formée de protoplasme pur; cette portion claire, qui contraste fortement avec la masse foncée et relativement opaque du vitellus, prend une extension de plus en plus considérable au fur et à mesure que le corps proprement dit de l'embryon se développe aux dépens des réserves. En outre, à un stade avancé de la vie embryonnaire, on voit se dessiner deux taches de pigment noir, qui deviennent de plus en plus nettes, et indiquent l'emplacement des yeux composés. Il est donc aisé de reconnaître à première vue, lorsqu'on examine une femelle ovigère, quel est, d'une façon approximative, le degré de développement atteint par les œufs qu'elle porte.

Des variations étendues s'observent dans le nombre des œufs d'une même ponte. Ce nombre dépend tout d'abord des dimensions des femelles et par suite peut varier beaucoup, dans une même espèce, suivant l'âge de ces dernières. Chez *L. serratus*

par exemple, les plus petites femelles ovigères, qui mesurent de 38 à 40 millimètres environ, du bord orbitaire de la carapace à l'extrémité du telson, portent de 550 à 650 œufs ; les plus grands exemplaires que j'aie observés, qui mesuraient près de 88 millimètres (120 millimètres avec le rostre), avaient de 6 à 7.000 œufs.

D'autre part, le nombre des œufs contenus dans une même ponte est nécessairement en relation avec leur volume. Or ce volume peut être très différent d'une espèce à l'autre et varie même parfois suivant les races géographiques d'une même espèce ; nous chercherons à établir ailleurs la signification de ces différences. Dans les *Leander* marins de nos côtes, les œufs récemment pondus ont en général, suivant leur grand axe, une longueur qui n'est que très légèrement supérieure à 0 mm. 6. On rencontre également des œufs de dimensions réduites dans un grand nombre de Palémons, particulièrement chez ceux qui possèdent une aire de répartition très vaste et fréquentent encore volontiers les eaux saumâtres supralittorales ; leur nombre peut alors devenir considérable dans les formes de grande taille : c'est ainsi que FRITZ MÜLLER en a compté 77.531 chez une femelle de *P. jamaicensis* mesurant 14 centimètres de longueur de l'extrémité du rostre à celle du telson.

Par contre, beaucoup de Palémoninés d'eau douce pondent des œufs de bien plus grandes dimensions, mais dont le nombre est alors très réduit. Les plus gros semblent se rencontrer chez deux Palémons qui vivent dans les rivières de l'Afrique inter-tropicale, *P. paucidens* Hilg. et *P. Sollaudi* de Man ; leur grand axe, au début du développement, n'est pas loin d'atteindre 3 millimètres ; il dépasse 3 mm. 5 vers la fin de l'embryogénèse ; mais, tandis que je compte près de 650 œufs chez une femelle de *L. serratus* de 40 millimètres environ, j'en trouve 25, qui suffisent à remplir la cavité incubatrice, chez une femelle de *P. Sollaudi* de mêmes dimensions. Chez les femelles jeunes de certains Palémons d'eau douce de taille minime, le nombre total des œufs peut s'abaisser à 8 ou 10.

D. Revue sommaire des travaux relatifs à l'embryogénie des « Caridea »

Le premier travail qui ait fourni des données positives sur l'embryogénie des *Caridea* est le mémoire de BOBRETZKY (1873) sur le développement de l'*Écrevisse* et du *Palémon*. Comme les recherches de cet auteur ont été faites à Sébastopol, il est à peu près certain que l'animal désigné par lui sous le nom de « Palémon » est le *Leander adspersus* Rathke, fort commun en cette localité, où il existe en bien plus grande abondance que les quelques autres espèces du même genre également signalées dans la mer Noire ⁽¹⁾.

Il décrit et figure une segmentation égale, intéressant toute la surface de l'œuf, qui se divise d'une façon régulière en 2, 4, 8, ... 64 blastomères ; mais il lui est impossible de dire si, dans ces premiers stades, les plans de clivage s'étendent ou non jusqu'au centre ; toujours est-il que, dans des stades un peu plus avancés, les blastomères forment une couche périphérique de pyramides vitellines radiaires, qui se fusionnent par leur partie profonde dans une masse centrale commune. A la surface apparaît une petite tache de protoplasme pur, au niveau de laquelle se produit une invagination gastrulaire qui s'enfonce dans le vitellus, en donnant naissance à une cavité de faibles dimensions. A partir de ce point le blastoderme s'individualise peu à peu, le protoplasme contenu dans les différentes pyramides se localisant à la périphérie et s'isolant de la masse inerte des réserves ; le processus gagne de proche en proche et finit par intéresser tout le pourtour de l'œuf, tandis que les limites des pyramides s'effacent dans le vitellus. Un épaississement protoplasmique se dessine au-dessus de la cavité gastrulaire, qui s'est fermée par rapprochement et soudure des lèvres du blastopore : c'est la première indication du disque germinatif. La cavité disparaît bientôt, remplie par la prolifération des éléments qui formaient primitivement ses parois latérales, et qui représentent le mésoderme. Celui-ci s'étend progressivement

(1) Je tiens à adresser ici mes remerciements à M. D. KEILIN, qui a bien voulu me traduire du russe la partie de ce mémoire relative à la segmentation et à la formation des feuilletts embryonnaires chez le *Palémon*.

d'arrière en avant, s'insinuant entre le vitellus et la lame embryonnaire ectodermique. Quant aux éléments qui formaient tout d'abord le fond de la cavité gastrulaire, ils sont de nature endodermique ; ils se répandent parmi la masse des réserves nutritives, où chacun d'eux se délimite un territoire propre, ce qui entraîne une sorte de segmentation secondaire du vitellus. Ultérieurement ils viennent se ranger en une assise régulière à la périphérie, et les segments vitellins correspondants prennent l'aspect de pyramides étroitement accolées, disposées d'une façon rayonnante et confluant dans une masse centrale indivise : ce sont les pyramides vitellines secondaires. Plus tard, cytoplasme et noyaux contenus dans la portion basilaire élargie de chacune des pyramides s'isolent du vitellus et fournissent l'épithélium glandulaire de l'intestin moyen.

Les recherches de BOBRETZKY ont également porté sur l'organogénèse, et l'auteur donne en outre quelques indications sur le développement graduel de la forme extérieure du corps. Il a vu la lame embryonnaire se modeler en un embryon nauplien, dont les trois paires d'appendices apparaissent à peu près simultanément, entre les lobes procéphaliques antérieurs et le bourgeon caudal, bien que l'individualisation des mandibules semble devancer quelque peu celle des deux paires d'antennes. Quant aux appendices suivants, maxilles et maxillipèdes, ils font successivement leur apparition, suivant un ordre régulier, d'avant en arrière.

Si les données fournies par BOBRETZKY sont encore fragmentaires et comportent quelques erreurs de détail, son mémoire, qui d'ailleurs est devenu classique, n'en reste pas moins fondamental. Pour la première fois ont été fixés dans leurs grands traits les phénomènes essentiels de l'embryogénie des Crustacés décapodes, et l'on ne peut manquer d'être frappé de la justesse de vue et de la sagacité de cet excellent observateur.

FAXON (1879) a observé *in vivo*, et sans faire de coupes, les œufs en voie de développement du *Palæmonetes vulgaris* (Say), crevette commune sur les rivages atlantiques des Etats-Unis. et ses observations sont, dans l'ensemble, d'accord avec celles de BOBRETZKY. Il a vu, lui aussi, une segmentation régulière, grâce à laquelle s'organise une *perimorula*, formée de segments de plus en plus petits. Dans un disque superficiel de proto-

plasme pur apparaît une cavité gastrulaire de très faibles dimensions, qui cesse bientôt d'être visible en surface. Il note également, dans la formation de l'embryon nauplien, la naissance à peu près simultanée des ébauches correspondant aux trois paires d'appendices caractéristiques.

Dans un mémoire sur le développement de *Xiphocaridina compressa* (de Haan), Atyidé commun dans les ruisseaux et étangs des environs de Tokyo, ISHIKAWA (1885) note quelques particularités intéressantes, notamment la disparition momentanée des sillons de segmentation, qui suit immédiatement le stade à deux, puis le stade à quatre blastomères. Ici encore, le blastoderme s'individualise tout d'abord sur la face ventrale de l'œuf, celle où s'organise l'aire embryonnaire. Une petite cavité gastrulaire fournit le mésoderme, par prolifération des éléments de sa paroi antérieure, tandis que les éléments profonds, endodermiques, se dispersent dans la masse des réserves nutritives, où préexistaient des noyaux intravitellins, issus directement sans doute des noyaux de segmentation. Plus tard il se constitue, comme chez *L. adspersus*, une rangée périphérique de pyramides vitellines secondaires, qui prélude à la formation du mésentéron. L'auteur voit les ébauches des mandibules apparaître avant celles des deux paires d'antennes. Il commet une grave erreur en prenant pour le proctodéum le début de la fente sternale, qui sépare la papille caudale de la région antérieure du corps.

Les travaux de KINGSLEY (1887-1889) ont porté sur *Crangon septemspinosus* Say, qui représente sur les côtes de l'Amérique du Nord notre crevette grise, *C. vulgaris* (L.), dont il est d'ailleurs à peine séparable. Bien que tenus en haute estime par certains auteurs, à mon avis ils marquent plutôt un recul par rapport aux publications antérieures ; nous aurons en effet l'occasion de constater à maintes reprises que, sur beaucoup de points importants, ces travaux sont fort sujets à caution. KINGSLEY est pourtant tombé juste en établissant que le proctodéum se forme sur l'emplacement de l'ancien blastopore. En outre il semble avoir reconnu le premier l'existence, dans une phase très précoce du développement, de grosses cellules germinatives, les unes ectodermiques, les autres mésodermiques, dont la prolifération engendre de nouveaux segments et

détermine l'allongement de l'embryon ; il n'a pas saisi d'ailleurs leur signification exacte et s'est trompé lorsqu'il a cherché à établir quelle était exactement la partie du corps à laquelle elles donnaient naissance.

Quelques années plus tard, WELDON (1892) a publié, dans un court mémoire, les observations consciencieuses qu'il a faites sur l'origine des feuilletts embryonnaires chez *Crangon vulgaris*, et il s'étonne d'arriver à des résultats difficilement conciliables avec ceux qui ont été relatés par KINGSLEY. Il a étudié en détail les processus de la segmentation et de la gastrulation, la formation de l'aire embryonnaire et la différenciation de l'embryon nauplien. Il reconnaît au mésoderme une origine différente de celle qui lui attribuaient les auteurs précédents ; ce feuillet ne proviendrait pas de l'invagination gastrulaire, mais de deux plaques ectodermiques ventrales, situées à droite et à gauche et un peu en avant du blastopore. Tous les éléments sous-blastoporiques seraient de l'endoderme. Nous verrons que WELDON s'est trompé sur ce dernier point, ce qui provient en partie de ce qu'il n'a pas suivi le développement au delà du stade de l'embryon nauplien et n'a pu observer les véritables processus qui aboutissent à la formation du mésentéron. Il s'est mépris également sur la valeur et le rôle des téloblastes ecto- et mésodermiques.

Les premiers travaux de HERRICK, relatifs au développement des *Alpheidæ*, sont antérieurs à ceux de KINGSLEY et de WELDON, mais ses observations ont été complétées par la suite et forment la matière principale d'un gros mémoire, publié en collaboration avec BROOKS (1892), sur le développement des Décapodes macroures. Malgré l'imprécision de l'exposé et les contradictions flagrantes qu'il est facile d'y relever, cet ouvrage est précieux par les très nombreuses figures qui l'accompagnent ; bien qu'elles soient dans l'ensemble assez peu esthétiques, et qu'elles aient donné lieu de la part de HERRICK à des interprétations parfois bien sujettes à caution, elles présentent en général un grand air de vérité et sont la reproduction fidèle des nombreuses préparations microscopiques observées par l'auteur. Il reconnaît que des noyaux intravitellins apparaissent dans la masse centrale de l'œuf, par migration centripète d'éléments périphériques, avant toute trace d'invagination gastrulaire ;

celle-ci fournit de nouveaux éléments migrants qui se mélangent aux précédents, dont on ne peut bientôt plus les distinguer. L'auteur étudie avec force détails les processus de dégénérescence qui frappent une grande partie des cellules migratrices intravitellines, après qu'elles ont fonctionné un certain temps comme vitellophages ; celles qui persistent fourniraient l'ensemble des tissus mésodermiques et endodermiques. Comme ses devanciers, HERRICK ne donne que quelques indications imprécises et inexactes sur le fonctionnement des téloblastes et sur la part qui leur revient dans le développement du corps de l'embryon.

Bien que les travaux précédemment énumérés soient de valeur très inégale et que des divergences de vue notables s'y révèlent, de l'ensemble néanmoins se dégage l'impression qu'un certain nombre de points essentiels peuvent être considérés comme définitivement acquis : L'œuf est du type centrolécithique. La segmentation, qu'elle soit totale au début, ou qu'elle n'atteigne à aucun moment le centre de la masse vitelline, comme cela paraît être plus généralement le cas, affecte d'emblée toute la surface de l'œuf, qui se transforme en une *morula* pleine. Il se constitue un revêtement blastodermique superficiel qui enveloppe l'ensemble des réserves nutritives. En un point de la surface, caractérisé par une active prolifération cellulaire, apparaît une dépression, toujours de dimensions restreintes, que l'on peut homologuer à une invagination gastrulaire, et qui est l'origine d'une partie au moins des tissus profonds mésendodermiques ; il s'en détache notamment des éléments migrants qui se dispersent dans tout le vitellus. En avant de ce point s'organise l'aire embryonnaire, où s'ébauche la face ventrale d'un embryon nauplien avec ses appendices caractéristiques, le reste de l'œuf étant recouvert d'un tissu ectodermique beaucoup plus lâche qui forme la paroi d'un gros sac vitellin dorsal.

Cependant, voici que tout paraît devoir être remis en question ; cet ensemble de résultats primordiaux, sur lesquels tout le monde était à peu près d'accord, est contesté par ROULE, qui, dans son travail sur le développement embryonnaire de *Leander serratus* (1896), jette une note très discordante. D'après cet auteur en effet, l'œuf se compose au début d'une volumineuse

masse de deutoplasme inerte, portant à l'un de ses pôles une petite cicatrice superficielle, où tout le protoplasme est concentré et aux dépens de laquelle se forme l'embryon. Celui-ci s'étend peu à peu et s'épaissit, tout en digérant les réserves nutritives à la façon d'une gigantesque Amibe. Il n'existe pas de vitellophages épars dans la vésicule vitelline, et celle-ci n'est recouverte d'aucun tissu vivant en dehors du territoire occupé par l'embryon. Il n'y a absolument rien qui rappelle, de près ou de loin, une invagination gastrulaire, et les divers organes se différencient sur place, dans une masse syncytiale où il est difficile de parler de feuilletts embryonnaires.

Nous ne nous attacherons pas à passer au crible de la critique tous les faits exposés dans ce mémoire. Il suffira de les comparer avec les résultats auxquels j'ai été conduit par mes propres recherches pour constater immédiatement des divergences profondes, qui portent non seulement sur l'interprétation des phénomènes essentiels de l'embryogénèse, mais encore sur presque tous les points de détail.

*
* *

Si l'on confronte les faits relatés ou les opinions émises par les différents auteurs, on a l'impression que la plupart des travaux relatifs à l'embryogénie des *Caridea* doivent renfermer bon nombre de graves erreurs d'observation et d'interprétation, et que la plupart des points restent non seulement à préciser mais à rectifier. D'autre part, les auteurs n'ont fait qu'effleurer ou même ont complètement passé sous silence beaucoup de questions fondamentales, dont l'intérêt leur a à peu près totalement échappé. Il n'y a pas lieu d'énumérer ici tous les problèmes que nous avons cru devoir chercher à résoudre, qu'ils aient trait à la segmentation, à la différenciation des feuilletts embryonnaires ou au développement de la forme extérieure du corps; la suite des chapitres met suffisamment en évidence les questions que nous nous sommes efforcés d'élucider et les principaux points de vue nouveaux qui ont été envisagés.

E. Technique.

Mes matériaux d'étude ont été recueillis soit sur des exem-

plaires pêchés directement dans leur milieu naturel, soit sur des individus maintenus depuis plus ou moins longtemps en captivité. Mais je me suis toujours attaché à établir d'une façon rigoureuse l'ordre de succession des processus, en prélevant des œufs à intervalles plus ou moins rapprochés dans la chambre incubatrice de tel ou tel individu élevé au laboratoire ; comme les œufs d'une même ponte se trouvent tous, à un moment donné, au même état de développement, on évite de la sorte de commettre des erreurs, comme cela est arrivé en particulier à KINGSLEY, en reliant et enchaînant les uns aux autres les différents stades observés.

Si beaucoup de processus essentiels avaient jusqu'à présent passé inaperçus ou avaient été mal interprétés, cela tient en grande partie à ce que beaucoup d'auteurs ont donné une importance exagérée et presque exclusive à l'étude des coupes histologiques. Concurrément à l'examen des coupes, j'ai toujours cherché à tirer le maximum de renseignements de l'observation de mes matériaux *in toto*, sur le vivant d'abord, puis après fixation et coloration en masse à l'hémalum ou au glycéhémalun. La dissection, sous le binoculaire, d'œufs préalablement colorés m'a fourni également bien des indications utiles. Enfin j'ai surtout obtenu d'importants résultats, au moins pour certaines phases du développement, en détachant la lame embryonnaire du vitellus pour la monter directement en préparation, de préférence dans la glycérine, soit pure, soit plus ou moins mélangée d'alcool et d'eau ; l'opération se réalise assez facilement sous le binoculaire, après que l'embryon a été coloré et què l'œuf a séjourné quelque temps dans de l'alcool faiblement ammoniacal.

La confection des coupes n'offre aucune difficulté lorsque les œufs sont avancés dans leur développement et que le volume des réserves nutritives s'est notablement réduit. Il n'en est pas de même au début, où l'œuf est surtout formé d'une masse énorme de vitellus, qui, durcie par les fixateurs, tend à s'effriter sous le rasoir. Après différents essais, je m'en suis à peu près tenu, pour la fixation, à deux réactifs seulement. J'ai employé, d'une part, un mélange analogue au picro-formol acétique et alcoolique de DUBOSQ-BRASIL, mais dans lequel l'acide acétique était en partie remplacé par de l'acide nitrique ; il m'a semblé

que ce mélange donnait en général au vitellus une consistance plus favorable pour les coupes ; malheureusement les acides qu'il renferme déterminent un gonflement plus ou moins marqué du contenu de l'œuf, où différents détails de structure tendent à s'effacer ; c'est notamment le cas pour les limites des blastomères. J'ai eu recours d'autre part au sublimé, employé chaud de préférence, soit seul, soit additionné d'une très faible quantité d'acide acétique ; contrairement au précédent, ce fixateur respecte bien tous les détails de structure, mais il rend le vitellus cassant et friable ; aussi est-il bon de n'y laisser séjourner les œufs que tout juste le temps nécessaire pour qu'ils soient entièrement pénétrés.

Les membranes vitelline et cémentaire s'opposent à la pénétration rapide des agents fixateurs. Il se produit presque toujours, au début, des courants osmotiques, qui déterminent dans ces enveloppes des boursoufflures ; le liquide qui s'y accumule sous pression peut provoquer des déformations considérables de l'œuf, si l'on ne prend la précaution de percer les membranes dès qu'elles se détachent localement de la surface ; on peut alors soit les enlever en totalité, soit tout au moins les déchirer partiellement. Il y a d'ailleurs avantage à donner d'emblée quelques coups d'une fine aiguille dans la masse vitelline elle-même, dès que les œufs sont portés dans le fixateur ; au niveau de chaque piqure se produit immédiatement un bouchon de coagulum, qui s'oppose à l'écoulement du vitellus au dehors.

Avec les gros œufs très riches en matériaux deutoplasmiques, j'ai toujours obtenu de meilleurs résultats en recourant à l'imprégnation par l'essence de cèdre, suivie de l'inclusion définitive dans une paraffine pas trop dure, fondant à 50° environ. Je n'ai pas trouvé d'avantage bien marqué à l'emploi de la double inclusion à la celloidine et à la paraffine.

Comme colorants nucléaires, j'ai surtout utilisé l'hémalum, le glyc-hémalum ou l'hématoxyline au fer. La coloration des coupes était généralement complétée par l'emploi de l'éosine, soit seule, soit mélangée à l'orange ou à l'aurantia.

PREMIÈRE PARTIE

SEGMENTATION ET FORMATION
DES FEUILLETS.
L'ÉBAUCHE EMBRYONNAIRE

CHAPITRE I

L'ŒUF FÉCONDÉ;
ÉTABLISSEMENT DE LA POLARITÉ

Nous prendrons comme point de départ le *zygote*, c'est-à-dire l'œuf qui vient d'être fécondé et renferme un noyau de segmentation unique, résultant de la fusion des *pronuclei* mâle et femelle. Chez *Leander serratus* et *L. squilla*, qui seront plus spécialement envisagés ici, ses dimensions sont à peu près de $\frac{0 \text{ mm. } 60-0 \text{ mm. } 65}{0 \text{ mm. } 55}$. Il est du type dit *centrolécithique*; mais ce terme ne doit pas s'entendre dans ce sens qu'il existe un revêtement périphérique continu de protoplasme, enveloppant une masse centrale constituée essentiellement par du *lécithe* ou vitellus nutritif. Comme c'est probablement le cas dans la grande majorité des Crustacés, il n'y a pas de couche protoplasmique superficielle comparable au *blastème germinatif* que l'on a décrit chez la plupart des Insectes, et sur tout le pourtour de l'œuf le lécithe vient au contact direct de la membrane vitelline ⁽¹⁾. Les matériaux nutritifs, extrêmement abondants, sont seulement *centrés*, c'est-à-dire disposés, *grosso modo*, d'une façon à peu près symétrique par rapport au centre; il en est de même du

⁽¹⁾ Les termes de *mésolécithique* (LANG) et d'*endolécithique* (CLAUS), appliqués à l'œuf des Crustacés, sont donc tout à fait impropres.

protoplasme, qui se trouve réparti à travers toute la masse du vitellus. De la sorte, on ne peut établir de distinction bien marquée, au début du moins, entre deux pôles opposés, différant à première vue par les proportions relatives des éléments protoplasmiques et deutoplasmiques ; et c'est justement par là que cet œuf, bien que très riche lui aussi en lécithe, s'écarte nettement des œufs hétéro- ou télolécithiques.

Le vitellus forme toujours, par son volume, la partie de beaucoup la plus importante du contenu de l'œuf, même lorsque celui-ci a des dimensions relativement faibles, comme c'est le cas dans les espèces européennes du genre *Leander*. Il comprend une masse fondamentale de nature albuminoïde, d'aspect grumeleux et de consistance très visqueuse ; elle s'écoule cependant facilement au dehors à la moindre blessure faite aux enveloppes de l'œuf. Après fixation elle a souvent sur les coupes une apparence craquelée ; d'autres fois au contraire elle paraît à peu près homogène, surtout après action d'un fixateur riche en acide acétique. Elle est parsemée d'un grand nombre de gouttelettes graisseuses de dimensions variables (Pl. III, fig. 17 b).

La partie véritablement vivante de l'œuf a en somme un volume extrêmement réduit par rapport à celui des réserves. Le noyau, qui apparaît nettement après la fusion des *pronuclei*, est de dimensions très restreintes et se présente sous l'aspect d'un seul amas, ou d'un petit nombre d'amas serrés de matière chromatique très condensée ; il occupe tout d'abord une position à peu près centrale (fig. II A) et se trouve logé dans une petite masse de cytoplasme étoilée, d'où partent des prolongements rayonnants qui s'anastomosent et se ramifient abondamment à travers tout le vitellus. Le cytoplasme se colore comme le noyau, mais seulement d'une façon moins intense, sous l'action des teintures basiques. Si cette action a été insuffisante, on ne voit guère que les prolongements relativement gros qui émanent directement du corps central périnucléaire ; si l'on colore d'une façon intense par le glyc-hémalum ou de préférence par l'hématoxyline ferrique, et que l'on traite ensuite par l'orange ou l'aurantia, l'ensemble du réticulum protoplasmique se dessine nettement en bleu foncé sur le fond rouge du deutoplasme. On voit alors que les prolongements, de plus en plus grêles, et

plus ou moins variqueux, s'étendent jusqu'à la surface même de l'œuf, venant finalement se résoudre dans la couche corticale en un réseau beaucoup plus dense (ces particularités de structure sont bien reconnaissables dans la fig. 17 *b*, pl. III, qui se rapporte à un œuf déjà pourvu de deux noyaux); les plus ténus d'entre eux ne sont parfois discernables que grâce aux renflements noduleux qu'ils présentent de distance en distance. Signalons enfin que les gouttelettes graisseuses dispersées dans le vitellus se montrent presque toujours entourées d'un lavis de délicats filaments cytoplasmiques.

Le tout est enveloppé d'une membrane vitelline anhiste, que double extérieurement la membrane cémentaire. Je n'ai jamais réussi à voir, sur mes coupes, de formations qui puissent être rapportées à des globules polaires.

Avant de se diviser, le noyau du zygote abandonne sa position centrale et se dirige vers la périphérie. Comme il occupe normalement une position d'équilibre qui correspond au centre de gravité de la partie vivante de l'œuf (loi de BALFOUR), ce déplacement est lié à un remaniement des matériaux qui l'entourent. Le centre de gravité du protoplasme et celui du deutoplasme, presque confondus, ou du moins très rapprochés l'un de l'autre, à l'origine, s'écartent suivant deux directions opposées. Tandis que le réticulum cytoplasmique devient plus dense du côté où se porte le noyau, le vitellus au contraire tend à refluer du côté opposé, où il s'accumule suivant une large zone sous-corticale, qui apparaît sur les coupes sous la forme d'un croissant (fig. II *B* et *C*). En réalité cette zone ne renferme pas exclusivement du deutoplasme; de distance en distance subsistent des portions du réticulum primitif, sous l'aspect de faisceaux irréguliers qui, à travers la masse inerte des réserves, réunissent le cytoplasme périnucléaire au cytoplasme demeuré périphérique. Les espaces délimités par ces faisceaux apparaissent avec une grande netteté, car ils sont formés uniquement par la substance albuminoïde fondamentale du vitellus, à l'exclusion non seulement de toute substance vivante mais encore de toutes gouttelettes graisseuses, celles-ci ayant été maintenues dans les mailles du réticulum protoplasmique au moment de son retrait. Il en résulte que, même à de faibles grossissements, qui ne permettent pas de discerner le réticulum, le simple examen de la distribution géné-

rale de ces gouttelettes suffit à mettre en évidence le déséquilibre qui est survenu dans la répartition relative des matériaux proto- et deutoplasmiques (Pl. III, fig. 17 a).

Dès ce moment il existe dans le zygote une *polarité* bien



Fig. II. — Premiers stades du développement de l'œuf chez *Leander squilla*; établissement de la polarité. La ligne pointillée, en B, indique l'axe des pôles physiologiques; p., pôle protoplasmique; v., pôle vitellin. G. = 70.

reconnaissable. On peut parler d'un *axe physiologique*, le long duquel le noyau s'est déplacé en abandonnant le centre; le point vers lequel il s'est dirigé correspond au *pôle animal* ou pro-

toplasmique (fig. II B, p.) ; la direction opposée est celle du *pôle végétatif* ou *vitellin* (v.), qui, nous le verrons, marque l'emplacement futur du blastopore et de l'extrémité postérieure de l'aire embryonnaire. L'axe physiologique peut être orienté d'une façon tout à fait quelconque ; ce n'est qu'exceptionnellement qu'il coïncide, soit avec le grand axe de l'ellipsoïde que forme l'œuf, auquel cas les pôles physiologiques se confondent avec les pôles géométriques, soit avec un diamètre du cercle équatorial ; souvent pourtant il ne forme avec ce dernier qu'un angle assez peu prononcé.

C'est à cet état, représenté dans la fig. II B, que j'ai trouvé la plupart des œufs fixés peu après la ponte et avant le début de la segmentation, ce qui m'avait fait dire dans une note préliminaire (1919 a) que le zygote de *Leander squilla* possédait un noyau excentrique et qu'en réalité le lécithe n'y était pas centré. Dans les œufs encore indivis de *L. adpersus*, on peut voir sur le vivant, d'après BOBBETZKY (1873), une tache claire ; plus tard elle s'étrangle et se divise en deux parties qui s'écartent l'une de l'autre ⁽¹⁾ ; or cette tache, qui correspond manifestement à l'ensemble du noyau et de l'amas cytoplasmique périnucléaire, n'occupe pas le centre de l'œuf, mais se trouve du côté où sont contenus les matériaux les plus légers ; c'est le côté qui se dirige constamment vers le haut quand l'œuf est isolé et placé dans l'eau de mer ; ici encore la polarité est manifeste. L'examen de zygotes moins avancés, tant chez *L. serratus* que chez *L. squilla*, m'a permis d'établir que cette polarité était secondairement acquise, et que le noyau occupait bien tout d'abord une position à peu près centrale (fig. II A). J'ai pu récemment faire des constatations semblables chez *Palæmonetes varians microgenitor*.

(1) On ne distingue rien de tel dans les espèces que j'ai pu étudier ; il est possible que le vitellus soit moins opaque chez *L. adpersus*.

CHAPITRE II

LE SYNCYTIUM INTRAVITELLIN ET LA FORMATION DES PREMIERS BLASTOMÈRES

La première division se produit lorsque le noyau du zygote est arrivé à peu près au tiers de la distance qui sépare le centre de la périphérie, et les deux noyaux-fils, tout en s'écartant l'un de l'autre, continuent à se rapprocher de la surface (fig. II C, et Pl. III, fig. 17 a). On sait (loi de HERTWIG) que les deux pôles de la première figure de division sont situés sur le plus grand axe passant par le centre de gravité de la masse de protoplasme actif. Cet axe, qui devient par conséquent celui du premier fuseau de segmentation, forme presque toujours, chez *L. serratus* et *L. squilla*, un angle plus ou moins grand avec l'axe géométrique de l'œuf; néanmoins, dans la majorité des cas, sa direction est plutôt longitudinale que transversale.

Chez *L. adspersus*, d'après BOBRETZKY (1873), la première division nucléaire est immédiatement suivie d'un premier clivage de l'œuf. Dès que les deux nouveaux noyaux se sont un peu éloignés l'un de l'autre, un sillon superficiel apparaît, visible d'un côté seulement au début (c'est évidemment du côté du pôle protoplasmique), puis il s'allonge peu à peu et finit par faire le tour complet de l'œuf, qui se trouve scindé en deux blastomères égaux. Ultérieurement la segmentation se poursuit d'une façon normale, un nouveau sillon de segmentation apparaissant régulièrement à chaque nouvelle division nucléaire.

Les choses semblent se passer différemment chez la plupart des autres Palémoninés, où la fragmentation de l'œuf ne débute qu'à un stade plus tardif. Après la bipartition du noyau primitif du zygote, les deux nouveaux éléments se scindent à leur tour avant qu'aucun plan de clivage ne soit apparu, de sorte qu'il existe à un moment donné quatre noyaux dans un œuf qui est encore parfaitement indivis. La partie vivante de l'œuf pré-

sente alors une structure syncytiale ; elle forme un réseau complexe de filaments enchevêtrés, avec deux, puis quatre gros renflements nodaux, dans chacun desquels se loge un élément nucléaire ; mais rien ne permet de délimiter dans ce réseau les territoires qui sont soumis à l'influence de tel ou tel noyau, c'est-à-dire qui appartiennent à telle ou telle énergide ⁽¹⁾. Quant aux matériaux de réserve, on ne peut les considérer comme enclavés dans la substance vivante de l'œuf ; ils sont en réalité extérieurs par rapport au protoplasme, puisque celui-ci consiste en un ensemble de filaments anastomosés et ne forme pas de couche périphérique continue enveloppant la totalité du vitellus. Ses relations avec la masse des substances inertes qui se trouvent emprisonnées avec lui sous la membrane vitelline sont comparables à celles qui existent entre le système des pseudopodes filiformes d'un Rhizopode réticulé et le liquide dans lequel ce dernier est plongé ; le protoplasme est inclus tout entier dans le vitellus. La partie vivante de l'œuf doit donc être considérée comme formant un *syncytium réticulé intravitellin*.

Chez *L. serratus* et *L. squilla*, c'est après la seconde division nucléaire, durant le stade à quatre noyaux, qu'apparaissent les deux premiers sillons de segmentation ; ils partagent l'œuf en quatre segments, qui, tout en étant légèrement dissemblables, ne diffèrent cependant pas à première vue d'une façon bien marquée par leurs dimensions relatives. Les deux sillons doivent se montrer à peu près simultanément, ou du moins se succéder très rapidement, car, dans les conditions normales, je n'ai jamais observé d'œufs découpés en moins de quatre blastomères.

La formation simultanée, ou presque simultanée, des deux premiers sillons de segmentation doit se rencontrer fréquemment parmi les *Caridea* qui pondent des œufs relativement petits d'où sort une larve *Zoea* ; elle a été signalée chez *Palæmonetes vulgaris* par FAXON (1879), et chez *Crangon septemspinus* par KINGSLEY (1887). Chez *Virbius zostericola*, dont

(1) Nous aurons fréquemment recours, par la suite, à ce terme très commode d'*énergide*, que nous employons dans son sens primitif, tel qu'il a été défini par SACHS : c'est l'unité physiologique formée par l'ensemble d'un noyau et de la masse cytoplasmique qu'il tient sous sa dépendance (On sait que BRACHET l'emploie dans un sens différent, pour désigner le système dynamique qui se traduit par l'irradiation du cytoplasme autour d'un centre).

L'œuf, de dimensions très réduites (0 mm. 36 suivant le grand axe), est moins chargé de deutoplasme. la première bipartition nucléaire est immédiatement suivie, d'après GORHAM (1895), d'une segmentation en deux blastomères égaux ; dans quelques œufs cependant cet auteur a vu les deux premiers plans de clivage se produire d'une façon simultanée seulement après l'apparition des quatre premiers noyaux. Chez *Xiphocaridina compressa*, ISHIKAWA (1885) a signalé un processus très remarquable : durant l'anaphase de la première division nucléaire, il se produit un premier clivage en deux blastomères égaux ; ceux-ci se fusionnent lorsque les deux noyaux-fils sont définitivement constitués et se trouvent à l'état quiescent, et toute trace du premier sillon de segmentation disparaît. Vers la fin de la deuxième bipartition nucléaire, l'œuf se divise en quatre parties ; puis, lorsque les processus caryocinétiques ont pris fin, les sillons s'effacent, de sorte qu'il apparait de nouveau insegmenté. Enfin, lorsqu'est réalisé le stade à huit noyaux, l'œuf se découpe en huit blastomères, suivant trois plans orthogonaux, et ce n'est qu'à partir de ce moment que la segmentation devient définitive.

Si l'on considère qu'à chacune des divisions nucléaires successives les nouveaux éléments formés prennent une position plus excentrique, il semble que la mise en marche de la segmentation exige que les noyaux soient suffisamment rapprochés de la surface ; c'est alors seulement que leur action pourrait s'étendre jusqu'à la couche la plus superficielle de l'œuf, où le cloisonnement prend naissance, pour se propager de là vers l'intérieur. Comme le montrent les faits révélés par ISHIKAWA chez *Xiphocaridina compressa*, cette action peut être plus marquée au moment de l'anaphase, s'affaiblissant ensuite, à la fin de la cinèse, au point de n'être plus suffisante pour maintenir le cloisonnement précédemment déclanché ; ce n'est qu'à un moment où les noyaux sont plus près de la surface que le cloisonnement devient permanent. La petitesse de l'œuf, chez *Virbius zostericola* suffit à expliquer que la segmentation puisse débiter immédiatement, dans la plupart des cas au moins, dès la première division nucléaire.

Nous savons que la segmentation est immédiate également, d'après BOBRETZKY, chez *L. adpersus*, où pourtant les dimen-

sions de l'œuf ne diffèrent pas sensiblement de ce qu'elles sont chez *L. serratus* ou *L. squilla*. Des facteurs d'un autre ordre doivent donc intervenir, et il est naturel d'admettre que l'intensité de l'influence exercée par le noyau, et par suite son rayon d'action, puissent varier suivant la constitution des divers protoplasmes spécifiques. De simples différences individuelles suffisent d'ailleurs à faire apparaître, dans une même espèce, des variations dans le moment où débutent les processus de clivage, comme le montre le cas rapporté plus haut du *Virbius zostericola*.

D'autre part, il semble qu'une excitation portée sur un œuf

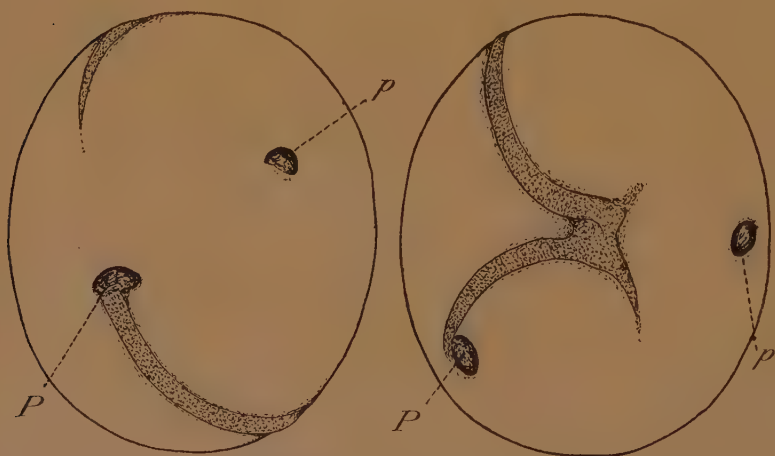


Fig. III. — Débuts de segmentation artificiellement provoqués, par les piqûres *P* (les piqûres *p* avaient été inefficaces), chez *Leander squilla*; à gauche, dans un œuf à deux noyaux; à droite, dans un œuf à quatre noyaux. G. = 94.

insegmenté, bien que déjà plurinucléé, soit capable de renforcer l'action trop faible des noyaux, et d'extérioriser un état de choses qui existait en quelque sorte à l'état latent. C'est ainsi que, chez *L. squilla*, on peut provoquer au moins une ébauche de segmentation dans des œufs encore indivis, renfermant, soit deux, soit quatre noyaux. Si, au moment où ils sont plongés dans un liquide fixateur, on les pique au moyen d'une fine aiguille pour faciliter la pénétration du réactif, on voit quelquefois apparaître un sillon qui court à la surface en se propa-

geant plus ou moins loin à partir du point lésé. Tantôt il reste simple (fig. III, à gauche), partageant l'œuf d'une façon plus ou moins complète en deux territoires égaux, tantôt on le voit se diviser au cours de sa progression ; c'est ce que montre par exemple la partie droite de la figure III, où l'on peut reconnaître assez nettement l'indication de deux sillons qui se coupent en croix. Le premier cas, le plus fréquent, doit se réaliser surtout lorsque l'opération porte sur un œuf qui ne renferme que deux noyaux ; le deuxième, beaucoup plus rare, doit se produire seulement quand l'œuf se trouve au début du stade à quatre noyaux. Il est certain que les résultats seraient plus complets et plus convaincants si les processus déclanchés n'étaient aussitôt arrêtés par la mort presque immédiate de l'élément ⁽¹⁾. L'expérience ne semble réussir que lorsque la piqûre est faite sur le trajet même, ou tout à proximité du trajet que devaient suivre les futurs sillons superficiels de segmentation (fig. III, P.). Sur les œufs fixés représentés dans la figure III, la trace des sillons est marquée, non point par des dépressions de la surface, mais au contraire par de larges bandes parfois légèrement en saillie et de coloration plus foncée que le reste ; cela est dû à ce qu'il vient s'y accumuler, au-dessous de la membrane vitelline, un liquide albumineux expulsé du deutoplasme et qui donne lieu à un coagulum finement granuleux. Je n'ai jamais rien observé de tel après piqûres faites sur des œufs plus jeunes, où l'examen histologique ultérieur révélait que la première division nucléaire n'avait pas encore eu lieu.

Quoi qu'il en soit, d'une façon générale la segmentation doit se manifester plus tardivement dans les œufs plus gros et plus chargés de deutoplasme, où les noyaux ont un chemin plus grand à parcourir pour atteindre les couches périphériques. Chez les *Palæmonetes varians microgenitor* de la région de Wimereux, les œufs, d'où sort une larve *Epizoea*, sont déjà notablement plus gros que dans les Palémoninés, tels que les espèces européennes du genre *Leander*, qui éclosent sous la forme d'une vraie *Zoea* ; ils mesurent au début $\frac{0 \text{ mm. } 73-0 \text{ mm } 80}{0 \text{ mm. } 65}$.

(1) Il est malheureusement impossible de réaliser l'expérience dans des conditions telles que l'œuf soit maintenu en vie, dans son milieu normal, le moindre traumatisme déterminant l'écoulement au dehors d'une grande partie du vitellus ; dans le fixateur au contraire celui-ci se coagule d'une façon instantanée au niveau de la blessure.

Or j'ai pu constater que chez eux la segmentation ne commence que lorsqu'il existe huit noyaux. Dans les œufs jeunes encore insegmentés, on voit apparaître sur le vivant, dans l'épaisseur du vitellus, un certain nombre de taches claires, qui correspondent à autant d'îlots protoplasmiques nucléés, et qui se rapprochent de plus en plus de la surface. Les trois premiers plans de clivage prennent naissance à un moment où l'on compte huit de ces taches; ils doivent se succéder rapidement, car je n'ai jamais trouvé d'œufs découpés en un nombre de segments inférieur à huit.

Chez un Alphéidé à œufs d'assez grande taille, semblant mesurer au début près de 0 mm. 9 de longueur, et dans lequel le développement embryonnaire se poursuit fort loin avant l'éclosion, HERRICK (*in* Brooks and H., 1892) a observé que le clivage du vitellus ne se produit pas avant le stade à 16 noyaux ⁽¹⁾. Il est à présumer que, dans les très gros œufs de certains Palémons d'eau douce, la multiplication intravitelline des noyaux se poursuit plus loin encore avant que n'apparaissent à la surface les premiers sillons de segmentation, suivant un processus qui doit se rapprocher plus ou moins de celui qui est réalisé chez l'Écrevisse.

La fragmentation de l'œuf est donc précédée, chez la plupart des *Caridea*, d'une phase simplement caractérisée par la multiplication des noyaux dans un syncytium cytoplasmique intravitellin. L'importance de cette première phase est variable suivant les espèces et paraît dépendre dans une large mesure des proportions relatives du protoplasme et du deutoplasme.

⁽¹⁾ Cette espèce, que l'auteur dénomme *Alpheus Saulcyi*, est vraisemblablement, soit *Synalpheus brevicarpus* (Herrick), soit *Synalpheus pectiniger* Coutière, ou une espèce voisine du groupe de *S. laevimanus*.

CHAPITRE III

LA SEGMENTATION ; LA MORULA

1. — Les phénomènes externes de la segmentation ; micromères et macromères.

Nous décrirons tout d'abord les changements qui se produisent, du fait de la segmentation, dans l'aspect extérieur de l'œuf, sans nous préoccuper pour l'instant de ceux qui affectent sa structure interne. Les deux premiers sillons de segmentation prennent naissance suivant deux plans méridiens par rapport à l'axe physiologique, et, au moins à l'origine, se coupent à angle droit au niveau des pôles protoplasmique et vitellin. Leur orientation peut être quelconque par rapport à l'axe géométrique de l'œuf, mais dans la généralité des cas l'un d'eux est plutôt transversal tandis que l'autre est plutôt longitudinal. Il se produit immédiatement deux *sillons polaires* à peu près perpendiculaires l'un à l'autre, le long desquels deux blastomères opposés (*A* et *C* dans la fig. IV 1) restent en contact au pôle animal, les deux autres (*B* et *D*) au pôle végétatif (le sillon polaire supérieur, *s. p.*, voisin du pôle animal, est seul visible dans la fig. IV 1).

Les quatre territoires ainsi délimités à la surface de l'œuf ne sont pas rigoureusement égaux ; le plus souvent on peut en effet reconnaître que deux blastomères (*C* et *D* dans la fig. IV 1), situés d'un même côté d'un des plans du clivage, sont un peu plus gros et plus riches en vitellus que ceux du côté opposé (*A* et *B*).

Dès le stade IV, les noyaux sont déjà suffisamment rapprochés de la surface pour apparaître dans le vitellus comme autant de taches claires, qui semblent disposées, *grosso modo*, dans un plan perpendiculaire à l'axe physiologique. On voit bientôt ces taches s'allonger, puis se diviser, suivant une direction

parallèle à cet axe, de sorte que le troisième sillon de segmentation se produit dans un plan qui est à peu près perpendiculaire aux deux premiers (fig. IV 1); il n'est cependant pas tout à fait équatorial et, dans l'ensemble, il paraît un peu plus rapproché du pôle animal. La partie droite de la fig. IV (2 et 3) mon-

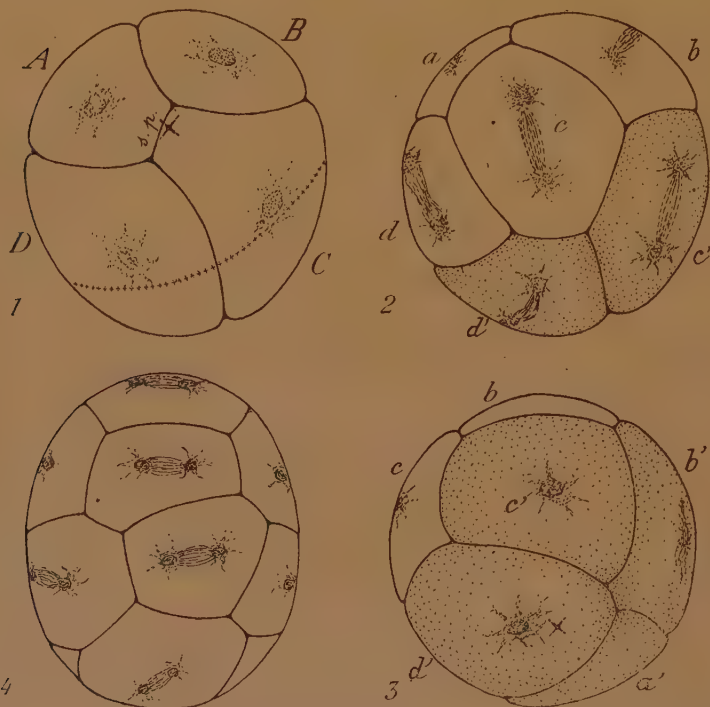


Fig. IV. — Premiers stades de la segmentation. — 1, *Leander serratus*, stade IV; *s.p.*, sillon polaire supérieur. La ligne pointillée indique approximativement le niveau où se produira le troisième sillon de segmentation. — 2 et 3, *L. serratus*, stade VIII; les quatre blastomères de la face inférieure sont en pointillé. — 4, *Palaemonetes varians microgenitor*, stade XVI. — La croix indique, en A, l'emplacement approximatif du pôle protoplasmique, en B, celui de l'un des pôles géométriques de l'œuf. En 1, 2, 3, G. = 67; en 4, G. = 57.

trer l'aspect que j'ai le plus habituellement rencontré au stade VIII chez *L. serratus*. Le troisième plan de clivage a divisé les quatre blastomères primitifs A, B, C, D, en deux quartettes : l'une supérieure, formée de quatre segments un peu plus petits, a, b, c et d; a et c entrant largement en contact au pôle animal; l'autre

comprenant quatre segments un peu plus gros (en pointillé sur la figure), a' , b' , c' et d' , dont deux, b' et d' , ne se touchent, au voisinage du pôle végétatif, que suivant un sillon polaire de très faibles dimensions. Une observation attentive permet en outre de se rendre compte que l'ensemble des segments a , b , a' , b' , couvre une surface un peu moins grande que l'ensemble des segments c , d , c' , d' .

Il semble bien, mais je ne puis être tout à fait affirmatif sur ce point, que l'ébauche embryonnaire primitive, dont l'extrémité postérieure coïncide avec le pôle végétatif, s'étende surtout sur le territoire occupé à l'origine par les segments a' b' , son extrémité antérieure empiétant sur celui des segments a b . Les blastomères A B pourraient donc être qualifiés d'antérieurs, les blastomères C D de postérieurs.

Le plus souvent, du moins chez *L. squilla* et *Ples. varians microgenitor*, la segmentation se poursuit tout d'abord avec une assez grande régularité, les premières divisions nucléaires, parfaitement synchrones, se faisant alternativement dans un sens à peu près longitudinal et dans un sens à peu près transversal (fig. IV 4), et l'œuf prend peu à peu l'aspect d'une *morula*. On distingue nettement des stades successifs à 8, 16, 32 et même 64 blastomères. Puis les processus deviennent peu à peu moins réguliers, parce que les blastomères se multiplient moins rapidement dans la région du pôle végétatif, où ils sont un peu plus gros et portent une charge plus considérable d'éléments inertes.

Chez *L. serratus*, on constate en général très tôt qu'un certain nombre de blastomères sont plus lents à se diviser. Beaucoup d'œufs, au lieu de passer directement du stade VIII au stade XVI, offrent un stade XII intermédiaire, caractérisé par l'existence de 8 segments plus petits, ou *micromères*, du côté du pôle animal, et de 4 segments plus gros, ou *macromères*, du côté opposé. La fig. V 1 montre un œuf découpé en 22 segments, où se manifeste d'une façon frappante la distinction entre micromères et macromères; certains éléments peuvent même rester indivis dans le même temps que d'autres subissent deux bipartitions successives. Ultérieurement il se produit une régularisation relative, et l'on n'observe plus entre les blastomères de différences de taille aussi prononcées.

Quoi qu'il en soit, que la segmentation se poursuive d'une façon parfaitement régulière jusqu'à un stade relativement avancé, ou qu'elle montre plus ou moins tôt des irrégularités, elle est toujours légèrement mais nettement inégale, et l'on

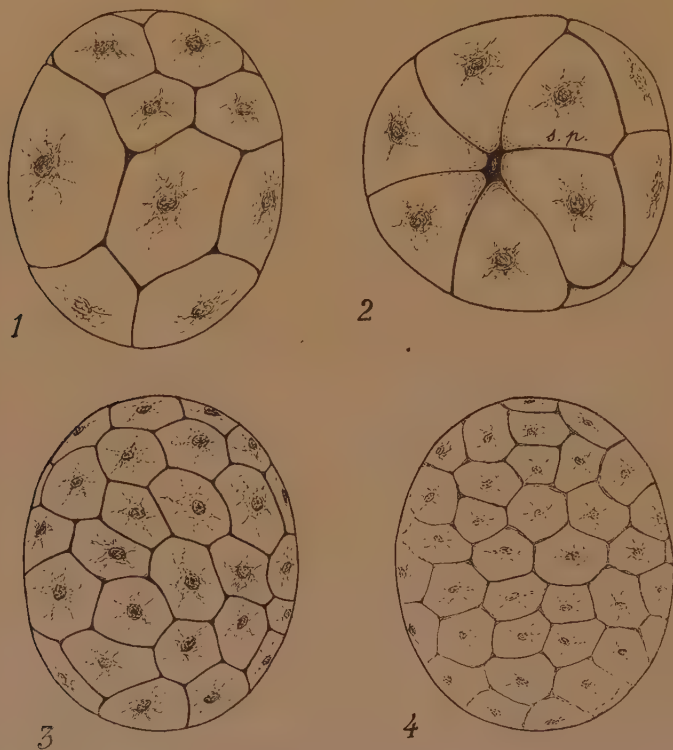


Fig. V. — Segmentation de l'œuf. — 1, *Leander serratus*, œuf à 22 blastomères. — 2, *L. serratus*, œuf à 12 blastomères, montrant un *pseudo-blastopore*; *s. p.*, sillon polaire supérieur primitif. — 3 et 4, *L. squilla*, œuf à 64 blastomères, vu, en 3, par la face inférieure, en 4, par la face supérieure. — G. = 70.

distingue à la surface de l'œuf une calotte de micromères s'opposant à une calotte de macromères ; il y a donc toujours dans la *morula* une polarité extérieurement bien reconnaissable, même dans les cas où, comme chez *L. squilla*, elle est relativement peu prononcée. C'est ainsi que la fig. V montre, en 3 et 4, un œuf de cette dernière espèce parvenu au stade à 64 blas-

tomères ; 26 seulement sont visibles lorsque l'œuf est examiné du côté du pôle végétatif ; on en voit 38, de dimensions un peu moindres, quand on le regarde du côté opposé. Au fur et à mesure que s'accroît le nombre des segments, les sillons qui les séparent, très accentués au début, s'atténuent de plus en plus, et la surface de la *morula*, d'abord fortement bosselée, tend à devenir tout à fait unie.

Chez *L. serratus* on observe fréquemment, dans des stades encore peu avancés, alors que les sillons de segmentation entament profondément la couche corticale, par exemple dans des œufs formés de 12 à 28 segments, des aspects comparables à celui de la fig. V 2 : au voisinage immédiat du pôle animal, où le clivage de l'œuf marque une avance par rapport au côté opposé, on voit plusieurs sillons, généralement au nombre de six, affecter une disposition rayonnante et converger sensiblement vers un même point, qui correspond à l'une des extrémités du sillon polaire primitif (*s. p.*). A ce niveau se produit un enfoncement très marqué, plus ou moins large et profond, qui parfois donne tout à fait l'impression d'une ouverture blastoporique. Il s'agit seulement d'un *pseudoblastopore*, qui s'efface d'ailleurs promptement à la suite du réajustement des blastomères nouvellement formés ; il n'a évidemment rien à voir avec le vrai blastopore, qui apparaîtra plus tard exactement à l'opposé, près du pôle vitellin de l'œuf.

Dans les travaux antérieurs relatifs à l'embryogénie des *Caridea*, on trouve fort peu de renseignements sur les changements qui se produisent dans la morphologie externe de l'œuf durant les premières phases de son évolution. Les auteurs parlent plus ou moins explicitement d'une segmentation égale et se poursuivant avec une grande régularité, d'une façon pour ainsi dire schématique, jusqu'à un stade fort avancé. Il est à présumer que des observations plus attentives révéleraient, dans la plupart des cas, des processus comparables à ceux qui viennent d'être décrits.

*
* *

2. — Les phénomènes internes de la segmentation. — Considérations générales sur les premiers stades de la segmentation dite « superficielle » des œufs centrolécithiques. — Les pyramides vitellines primaires.

Nous ne nous sommes pas demandé jusqu'à présent si les limites des blastomères se prolongent jusqu'au centre de l'œuf, ou bien si la segmentation n'intéresse qu'une couche corticale plus ou moins épaisse. D'une façon générale, l'œuf doit se diviser en entier lorsqu'il renferme relativement peu de vitellus. C'est ce qui arrive notamment, dans les premiers stades, chez *Virbius zostericola* (d'après GORHAM, 1895), où par contre, à partir du stade XXXII, les plans de clivage n'atteignent plus le centre, qui est occupé par une masse indivise uniquement formée de deutoplasme ; la segmentation, d'abord totale, devient donc partielle à un moment donné. Il en est de même encore chez *Xiphocaridina compressa* (d'après ISHIKAWA, 1885), où les dimensions de l'œuf sont pourtant beaucoup plus considérables.

Pour ma part, je n'ai observé à aucun moment, chez *L. serratus* ou *L. squilla*, une fragmentation vraiment totale : Les deux premiers sillons, profondément marqués à la surface, se continuent à l'intérieur par des plans de clivage dont la trace ne se manifeste, dans les coupes médianes, que sur la moitié externe du rayon. Les quatre blastomères confluent par leur partie profonde et se fusionnent dans une masse commune qui n'est pas affectée par la segmentation. C'est que, peu avant l'apparition de ces plans de clivage, le contenu de l'œuf a été le siège d'importants remaniements. Le cytoplasme tend à se condenser autour des quatre premiers noyaux ; les mailles du réseau syncytial se brisent, et les filaments les plus grêles se ramassent et se fondent en prolongements plus gros et moins nombreux ; le fin lacis de la couche corticale est partiellement entraîné lui aussi dans ce mouvement de condensation ; mais surtout, au moment où la segmentation commence, il ne subsiste plus trace de cytoplasme au milieu de l'œuf. Celui-ci pourrait désormais être qualifié à juste titre de *mésolécithique*, puisqu'il

comprend une vaste région centrale remplie seulement par du lécithe inerte, et enveloppée par quatre gros blastomères périphériques entre lesquels se répartit la totalité du protoplasme. Ces blastomères, limités seulement par des plans de clivage radiaux, sont dépourvus de limites profondes et s'ouvrent largement sur la masse vitelline interne. Dans chacun d'eux existe un noyau, situé aux deux-tiers environ de la distance qui sépare le centre de l'œuf de la surface ; il est plongé dans un gros amas de cytoplasme d'où partent de nombreux pseudopodes. Ceux-ci ne pénètrent jamais très loin vers l'intérieur, tandis que leurs ramifications extrêmes s'étendent, à travers le deutoplasme, jusqu'aux parois latérales et externe du blastomère. Bien que les gouttelettes graisseuses soient encore plus abondantes au contact des prolongements cytoplasmiques, un grand nombre d'entre elles s'en libèrent et se répartissent d'une façon à peu près uniforme dans la masse vitelline centrale. Nous verrons que par la suite les limites des nouveaux blastomères se confinent de plus en plus au voisinage de la surface ; le clivage ne porte donc à aucun moment sur la totalité de l'œuf.

La segmentation n'est également que partielle, dès l'origine, chez *Ples varians microgenitor*, et il en va probablement de même pour un très grand nombre de *Caridea* (c'est notamment le cas, semble-t-il, pour les différentes espèces d'Alphéidés étudiées par HERRICK).

BOBRETZKY, le seul auteur qui jusqu'à présent ait étudié les premiers stades du développement d'un Palémonide en recourant aux procédés de la technique histologique, déclare tout d'abord (1873) ne pouvoir se prononcer sur la question de savoir si la segmentation est totale ou non au début, étant donnée l'imperfection de ses coupes. Dans un travail publié l'année suivante (1874) sur l'embryogénie d'*Oniscus murarius*, il revient sur la segmentation du *Palémon* (nous savons qu'il s'agit de *Leander adspersus*) et la qualifie de régulière et totale dans les premiers stades. Comme il est assez affirmatif sur ce point, il est possible que son assertion se fonde sur des observations nouvelles et plus complètes, faites postérieurement à la publication du premier mémoire. On sait d'ailleurs que, dans cette espèce, le premier clivage se produit dès la première division du noyau du zygote, c'est-à-dire à un moment où le syncytium

cytoplasmique étend encore son réseau dans le centre de la masse vitelline ; il est donc parfaitement admissible que la segmentation y soit totale au début.

*
**

On sait que KORSCHOLT et HEIDER (1909) répartissent dans deux grandes catégories les œufs des Arthropodes à segmentation dite *superficielle*. Dans une première division se rangent les œufs où la segmentation est totale dans les premiers stades, tandis qu'elle n'affecte plus que la couche périphérique dans des stades plus avancés ; le deuxième groupe comprend tous ceux où la segmentation est purement superficielle dès l'origine. Des espèces très voisines du même genre *Leander*, dont les œufs ne diffèrent pas sensiblement par les proportions relatives du protoplasme et du deutoplasme, appartiendraient donc soit à l'un, soit à l'autre de ces deux groupements primordiaux. On peut alors se demander si cette classification correspond vraiment à quelque chose de fondamental et mérite que l'on s'y attache. Il est permis d'en douter, car l'on peut être parfois fort embarrassé pour classer une espèce dans telle ou telle catégorie, comme c'est en particulier le cas pour le *Crangon*.

Chez *Crangon vulgaris*, le clivage de l'œuf est d'abord peu accusé ; au stade IV il ne se fait sentir que jusqu'à un niveau relativement peu éloigné de la surface (WELDON, 1892). Dans les stades suivants au contraire, particulièrement aux stades VIII et XVI, le clivage atteint des régions beaucoup plus profondes. Sur le vivant, on peut suivre aisément, par transparence, les limites des segments, depuis la surface jusque tout au voisinage du centre ; et c'est à la suite d'un tel examen *in toto* que E. van BENEDEN et BESSELS (1870) avaient conclu à l'existence d'une segmentation totale chez le *Crangon* ⁽¹⁾.

(1) D'après KINGSLEY (1887), à tous les stades, les sillons de segmentation ne sont que de simples constriction purement superficielles, qui ne se prolongent pas à l'intérieur du vitellus. Les observations faites *in vivo* par E. van BENEDEN et par WELDON réduisent à néant cette assertion. L'erreur de KINGSLEY est presque sûrement imputable à une mauvaise fixation. WELDON a employé le sublimé chaud, qui semble être le fixateur de choix pour les œufs des Décapodes ; KINGSLEY s'est servi au contraire du liquide de PÉRINYI, qui renferme une assez forte proportion d'acide nitrique ; celui-ci, comme l'acide acétique, détermine un gonflement des blastomères, qui tendent à se fusionner et dont les limites deviennent indistinctes.

Pour WELDON au contraire (1892), la segmentation serait seulement partielle, car, si l'on fait des coupes, on constate qu'il reste toujours au milieu de l'œuf une petite masse indivise. On voit en effet sur la fig. 11 (pl. XX) du travail de WELDON, qui représente la coupe médiane d'un œuf au stade XVI, que les blastomères sont bien délimités sur tout leur pourtour et que leur partie profonde est séparée par une ligne de démarcation assez nette d'une région centrale insegmentée. Celle-ci, de dimensions assez restreintes, a dans l'ensemble une forme grossièrement étoilée, la paroi profonde de chacun des seize blastomères faisant à son intérieur une saillie plus ou moins convexe ; elle consiste en un agrégat très dense de fins sphérules très réfringents, et contraste fortement par son aspect avec tout le reste du deutoplasme qui est formé de particules sphériques ou polyédriques beaucoup plus grosses et de réfringence moindre. Personnellement j'ai l'impression qu'il ne s'agit pas d'un îlot médian de deutoplasme non atteint par la segmentation, mais d'un liquide albumineux plus fluide, issu par transsudation du vitellus environnant ; il serait venu remplir une étroite cavité où il aurait été coagulé sous l'action des réactifs fixateurs.

Cette interprétation me paraît d'autant plus légitime que j'ai souvent observé au début de la fixation, dans des œufs de *Leander* très jeunes et encore insegmentés, l'élimination d'un liquide d'aspect très analogue, qui transsude de toute la surface et vient s'accumuler au-dessous de la membrane vitelline ; cela peut se produire quand la fixation se fait lentement, que l'on opère à froid, et que l'on n'a pas pris soin de déchirer la membrane vitelline pour faciliter la pénétration du réactif. Ce liquide forme tout autour de l'œuf un coagulum qui se présente, lui aussi, comme un agrégat de très nombreux petits sphérules réfringents. Dans beaucoup de cas il se comporte vis-à-vis des colorants à peu près comme le protoplasme, prenant seulement une teinte un peu moins accentuée ; ainsi, après surcoloration à l'hématoxyline ferrique, suivie d'une rapide différenciation à l'alcool chlorhydrique, il acquiert une teinte bleue ou violette, à peine un peu moins foncée que celle des filaments du réseau protoplasmique intravitellin. Ce coagulum se présente souvent sur les coupes comme un anneau très régulier encerclant tout

le deutoplasme, et je me demande même si la formation décrite chez certains Crustacés sous le nom de couche protoplasmique corticale, ou de blastème germinatif, n'est pas, dans quelques cas au moins, un artéfact de ce genre.

KINGLEY lui aussi, chez *Crangon septemspinus*, a bien vu au centre de l'œuf, au stade XVI, de même que WELDON, une tache étoilée, irrégulière, tranchant nettement sur le deutoplasme environnant. Comme elle se colore par le carmin à peu près de la même façon que le protoplasme des éléments périphériques, il en fait du protoplasme, et, l'imagination aidant, il loge en son centre un noyau (K., fig. 4, pl. I); il n'est pas douteux qu'il s'agisse encore ici de l'accumulation, dans un étroit espace médian, du même liquide albumineux d'origine intravitelline. On n'en trouve plus trace dans des œufs fixés à des stades ultérieurs du développement; la petite cavité a disparu, remplacée par une masse de véritable vitellus dans laquelle viennent se fusionner les extrémités profondes des blastomères.

La comparaison s'impose avec les faits décrits par P. MAYER (1877) chez *Eupagurus Prideauxi*. On sait que l'œuf de ce Pagure passe tout d'abord par une phase de simple multiplication nucléaire intravitelline, durant laquelle il demeure indivis; lorsqu'il y a huit noyaux, il se divise dans sa totalité, d'abord en deux, puis en quatre, enfin en huit segments. Après l'apparition du deuxième plan de clivage, les quatre blastomères formés s'écartent quelque peu, de façon à donner naissance à une petite cavité centrale, dont l'existence est d'ailleurs très éphémère; elle disparaît en effet dès le stade VIII, et à partir du stade XVI le centre de l'œuf est occupé par un gros amas de deutoplasme indivis, entouré d'une rangée de blastomères périphériques.

Dans leur beau traité classique, KORSCHULT et HEIDER (1909) donnent comme critérium de la segmentation totale, dans les œufs centrolécithiques des Arthropodes, le fait que les blastomères se séparent nettement les uns des autres par leur face profonde et laissent entre eux un espace vide de deutoplasme, une cavité de segmentation remplie de liquide; *Eupagurus Prideauxi*, par exemple, traverserait véritablement une phase de

segmentation totale (¹). D'après les vues précédentes il en serait de même du *Crangon*, qui devrait donc être opposé, par son type de segmentation, à la généralité des autres *Caridea* !

Je crois qu'il ne faut pas attribuer au critérium invoqué par KORSCHULT et HEIDER une valeur trop absolue, et l'on est même en droit de se demander si la cavité centrale dont il a été question peut être véritablement homologuée à un blastocœle. Chez *L. serratus* et *L. squilla*, et aussi chez *P^{les} varians microgenitor*, j'ai observé que, au stade à huit blastomères (pl. III, fig. 18 a et b), il ne subsiste plus du tout de cytoplasme dans la partie profonde du vitellus, les pseudopodes des huit énergides correspondantes s'étendant même fort peu au-dessous du niveau occupé par les noyaux. Les choses ne doivent pas se passer d'une façon essentiellement différente dans le *Crangon*, où la rétraction des pseudopodes profonds est peut-être seulement moins accentuée ; toujours est-il que les centres des énergides se trouvent déjà au stade XVI, dans chacun des segments, bien plus rapprochés de la face externe que de la face interne. Il est même très probable qu'il n'existe plus de cytoplasme dans la partie profonde de ces segments ; mais les éléments périphériques exerceraient une action suffisamment puissante pour maintenir sous leur influence et se partager la totalité du deutoplasme central. On peut supposer que la condensation de ce deutoplasme, qui se répartit dans la partie profonde de chacun des blastomères, sous l'action attractive des énergides, détermine à la fois l'apparition d'une cavité médiane et l'expulsion du liquide qui vient la remplir. Cette attraction exercée par les énergides cesse d'être efficace lorsque leur position devient trop excentrique, et le vitellus profond, abandonné à lui-même, reflue vers le centre, et fait disparaître d'une façon définitive la cavité de segmentation qui s'était momentanément ébauchée. Celle-ci est difficilement assimilable à un blastocœle, puisqu'elle n'est pas directement bordée par une assise d'élé-

(¹) Ils classent au contraire parmi les œufs à segmentation purement superficielle ceux de *Virbius*, qui sont bien découpés dans leur totalité par les premiers plans de clivage, d'après GORHAM (1895), mais où cet auteur ne signale à aucun moment la formation temporaire d'un espace vide médian. On peut alors se demander pourquoi *Atyaephyra* (K. et H. font allusion à *Xiphocaridina compressa*) est maintenue dans la catégorie des formes où la segmentation est totale au début, ISHIKAWA (1885) n'ayant signalé à aucun stade l'existence, entre les blastomères, d'une cavité blastocœlienne.

ments vivants et qu'elle se constitue bien plutôt au sein d'une masse interne de deutoplasme inerte. Ce sont là des processus qui n'ont à coup sûr que de bien lointaines analogies avec la segmentation totale des œufs alécithiques ou oligolécithiques,

La distinction courante établie entre les deux types de segmentation superficielle des œufs centrolécithiques paraît donc assez arbitraire. Sans doute est-il avantageux de classer sous des rubriques définies les différents cas observés, mais on se rend compte qu'il serait aisé d'établir d'autres catégories, fondées sur de tout autres bases, et qui apparaîtraient tout aussi satisfaisantes pour l'esprit. Il me semble notamment qu'il serait peut-être plus rationnel, pour comparer entre eux les différents cas de segmentation partielle ⁽¹⁾ chez les Crustacés, de tenir compte surtout de la présence ou de l'absence d'une phase de multiplication nucléaire antérieure à la fragmentation de l'œuf, et de l'importance relative de cette phase. Par exemple, le fait que huit noyaux prennent naissance, chez *Eupagurus Prideauxi*, avant que la segmentation ne puisse s'établir, me paraît devoir être pris en considération au moins au même titre que l'apparition temporaire d'une petite cavité centrale au moment où l'œuf est divisé en quatre segments.

*
* *

Toutes les divisions nucléaires se font parallèlement à la surface, et chacune d'elles, dès le moment où l'œuf commence à se fragmenter, entraîne la bipartition du segment correspondant. Au fur et à mesure que les blastomères se multiplient, devenant à la fois plus nombreux et plus petits, leurs noyaux prennent une position de plus en plus excentrique et se rapprochent graduellement de la périphérie. On peut se représenter l'ensemble de ces noyaux comme distribués à la surface d'un ellipsoïde dont le volume s'accroît, et qui tend à se confondre

⁽¹⁾ L'expression *segmentation superficielle*, couramment employée, me paraît assez impropre. Dans beaucoup de cas en effet, les limites des blastomères pénètrent profondément dans le vitellus; il suffit qu'elles ne se rencontrent pas au centre de l'œuf pour que la segmentation ne puisse être dite totale; il s'en faut cependant qu'elle n'intéresse qu'une couche superficielle. Il est plus exact d'opposer à la *segmentation totale*, la *segmentation partielle*, de même qu'aux œufs *holoblastiques* on oppose les œufs *méroblastiques*.

avec l'ellipsoïde formé par la surface même de l'œuf; tous s'avancent peu à peu dans la couche corticale et aucun d'eux ne reste dans la masse vitelline centrale (Pl. III, fig. 18 à 20).

Les plans de clivage se traduisent en coupes par des lignes radiales, dans lesquelles on peut reconnaître plus ou moins nettement deux portions. Une portion externe, droite, franchement dessinée, part de la surface et ne s'étend jamais beaucoup au-dessous du niveau occupé par les noyaux; elle marque la paroi latérale des blastomères proprement dits. Plus loin elle se prolonge par une ligne indécise, irrégulière, qui se perd parmi les craquelures du vitellus et devient très rapidement indistincte. Au contraire, dans la *morula* de *L. adspersus*, d'après BOBRETZKY (1873), ces lignes pénètrent beaucoup plus profondément, s'étendant, même à un stade avancé, jusqu'au voisinage du centre; l'œuf paraît alors formé par l'accolement d'une série de pyramides disposées d'une façon rayonnante, à bases tournées vers l'extérieur, et dont les sommets se confondent dans la région centrale; elles deviennent de plus en plus étroites à mesure qu'elles se multiplient: ce sont les classiques *pyramides vitellines primaires*.

Très typiques chez *L. adspersus*, où elles sont presque aussi bien développées que chez l'Écrevisse, elles sont rudimentaires et réduites à leur portion basale chez *L. serratus*, *L. squilla* et *P^{tes} varians microgenitor*. Elles traduisent un arrangement particulier des matériaux deutoplasmiques et représentent autant de territoires d'influence, soumis chacun à l'action dynamique de l'énergide contenue dans l'un des blastomères périphériques; cette action est plus ou moins marquée suivant les espèces. Il n'existe jamais, chez les Palémoninés, de ligne de démarcation entre la partie segmentée du deutoplasme et la partie centrale (contrairement à ce que l'on voit dans l'œuf de *Xiphacaridina compressa*, à partir du stade XXXII, d'après les figures de ISHIKAWA).

Les processus de la segmentation peuvent donc revêtir chez les *Caridea* des aspects assez divers. Il est impossible de déterminer d'une façon précise les conditions qui régissent ces différentes modalités; quelques-unes cependant peuvent être au moins soupçonnées. Nous avons vu par exemple que les proportions relatives du protoplasme et du deutoplasme semblent

bien régler, dans une importante mesure, le moment où débute la fragmentation de l'œuf ; il est évident que ce moment peut dépendre aussi de bien d'autres facteurs, et il en est de même de la profondeur atteinte par les premiers clivages, de l'individualisation plus ou moins marquée des pyramides vitellines, etc. ; sans doute faut-il faire entrer aussi en ligne de compte la composition et le degré de viscosité du vitellus, la position occupée à un moment donné par les énergides, ou encore l'intensité variable de leur métabolisme, d'où dépend peut-être l'amplitude de leur champ d'action sur les matériaux vitellins avoisinants.

CHAPITRE IV

LES PREMIÈRES CELLULES MIGRATRICES ENDOVITELLINES. — L'AIRE BLASTOPORIQUE ET LE BLASTOPORE PRIMITIF. — LE BLASTODERME.

Jusqu'à une phase plus ou moins avancée de son évolution, la *morula* est formée simplement d'une assise de blastomères incomplets, qui occupent une zone corticale de plus en plus étroite et enveloppent une masse énorme de vitellus, dépourvue de tout élément vivant. Les blastomères sont eux-mêmes très chargés de matériaux de réserve, et dans chacun d'eux le corps central de l'énergide, avec le noyau, n'a pas encore atteint la surface (pl. III, fig. 20). Nous savons qu'ils forment une calotte de micromères du côté du pôle protoplasmique, une calotte de macromères du côté du pôle vitellin. Mais la différence ne porte pas seulement sur la taille : dans l'œuf fixé, examiné *in toto* après coloration à l'hémalum (fig. V, 3 et 4, p. 46), les noyaux apparaissent dans les premiers, à travers une couche superficielle de deutoplasme, comme des taches d'assez faibles dimensions, tandis qu'ils forment dans les seconds des taches notablement plus larges ⁽¹⁾. L'étude des coupes rend bien compte de cette différence d'aspect : d'une manière générale, les noyaux sont plus gros dans les macromères, et aussi plus rapprochés de la périphérie ; mais surtout, l'ensemble de l'énergide tend à s'allonger parallèlement à la surface (pl. III, fig. 20 *b*) ; au contraire, du côté du pôle animal (fig. 20 *c*) on voit que, dans chacun des blastomères, l'énergide, avec tous ses pseudopodes, a encore une forme étoilée et reste *grosso modo* symétrique par rapport à un centre.

C'est dans les macromères que le corps central des énergi-

(1) Les macromères sont aussi un peu plus convexes et délimités par des sillons mieux accusés.

des atteint le plus rapidement la surface, et à ce moment le contraste apparaît encore plus frappant entre les deux faces opposées de l'œuf, après action d'un colorant nucléaire. Dans une zone plus ou moins étendue autour du pôle végétatif, les noyaux forment des taches colorées beaucoup plus nettes et plus larges que partout ailleurs, et souvent cette zone se trouve délimitée d'une façon bien précise sur une partie au moins de son pourtour.

Puis, à un stade plus avancé, on observe que dans un certain nombre de macromères les noyaux commencent à devenir moins distincts; leurs contours s'estompent peu à peu, et finalement ils cessent d'être visibles. Par suite, il apparaît à la surface de l'œuf, parmi le champ des taches nucléaires, de petites plages inégales uniquement formées de vitellus incolore; elles peuvent se fusionner peu à peu en une grande plage unique, irrégulière, qui couvre une aire plus ou moins étendue autour du pôle végétatif. On a l'impression qu'un certain nombre de noyaux, après avoir atteint la surface, ont rebroussé chemin pour s'enfoncer et disparaître dans la profondeur du vitellus (pl. I, fig. 1 a).

C'est ce que confirme l'étude des coupes (pl. III, fig. 21). Sitôt que le cytoplasme central de l'énergide touche à la surface, il s'y applique largement; souvent au contraire le noyau reste dans la partie la plus profonde, et même la mince couche du cytoplasme qui recouvre sa face interne semble émettre à ce moment des pseudopodes, suivant une direction radiaire, vers l'intérieur du vitellus (c'est ce que montre par exemple le noyau de droite dans la fig. 21 c). Il semble qu'il y ait lutte entre la partie interne de l'élément, qui contient le noyau, et la partie superficielle où s'est condensée la majeure partie du cytoplasme. Si l'attraction exercée par la surface est la plus puissante, l'élément tout entier s'y étale et rétracte peu à peu les prolongements qui émanent de sa face profonde (élément inférieur et médian de la fig. 21 b). Si, au contraire, le mouvement centripète esquissé par la portion qui renferme le noyau vient à l'emporter, l'énergide abandonne la surface, franchit la zone corticale des pyramides vitellines et pénètre dans la masse profonde du vitellus, qu'elle parcourt à la façon d'un élément amiboïde (éléments situés à droite et à gauche dans la fig. 21 b). Très

généralement, au moment où l'énergide a atteint, ou est tout près d'atteindre la surface, le noyau subit une division ; mais celle-ci, au lieu d'être tangentielle, comme toutes les divisions précédentes, se fait suivant une direction radiale ; des deux éléments qui en résultent, l'un vient s'appliquer à la surface, tandis que l'autre gagne la profondeur (éléments de gauche de la fig. 21 *c*). J'ai observé parfois des divisions tripolaires d'un aspect assez particulier : le centre cinétique le plus interne se subdivise en deux centres secondaires, qui s'éloignent l'un de l'autre parallèlement à la surface (fig. 21 *d*) ; les chromosomes vont se distribuer exclusivement autour de ces deux derniers, tandis que le centre cinétique le plus externe s'efface peu à peu ; la division tripolaire aboutit de la sorte à la constitution de deux éléments amibordes profonds.

Chez *L. squilla*, au moment où se produisent les premières divisions radiales, on voit l'aspect des pyramides vitellines se modifier, dans la région qui avoisine immédiatement le pôle végétatif ; elles se transforment en grosses balles ou sphères vitellines, tangentes à la surface de l'œuf ; parfois complètes et bien délimitées sur tout leur pourtour, ces balles sont plus ordinairement incomplètes et s'ouvrent largement sur la masse deutoplasmique centrale ; dans la fig. 21 *d*, on voit que l'une d'elle a perdu contact avec la surface et semble entraînée tout entière vers l'intérieur avec l'énergide qu'elle contient. Mais une fois franchie la couche périphérique, il est généralement difficile de discerner dans le vitellus, autour des cellules migratrices, des territoires définis correspondant à leur rayon d'action. Chez *L. serratus* au contraire, des sphères assez nettes, traduisant un arrangement particulier des substances de réserve, se dessinent en général autour des nouveaux éléments endovitellins.

*
* *

La formation des premières cellules migratrices endovitellines peut se produire à un stade variable de l'évolution de la *morula*. Le processus paraît débiter, chez *L. serratus*, à un moment où l'œuf ne comprend encore que de 45 à 50 blastomères. Chez *P^{tes} varians microgenitor* j'en ai observé les pre-

nières manifestations sur les coupes d'œufs à 64 blastomères. Au stade correspondant chez *L. squilla*, tous les noyaux sont encore périphériques, et la migration centripète des premières cellules endovitellines ne paraît se produire qu'assez tardivement, lorsqu'il existe près de 200 blastomères.

J'ai pu étudier un stade *morula* chez *Desmocarid trispinosus* (Aurivillius), type de la famille des *Desmocarididæ* voisine de celle des *Palæmonidæ*. Les œufs, volumineux, mesuraient $\frac{2 \text{ mm.}}{1 \text{ mm. } 5}$ et comprenaient une soixantaine de segments; j'ai constaté que tout le cytoplasme, avec tous les noyaux, était localisé à la périphérie et qu'il n'existait encore aucun élément migrateur dans le vitellus.

D'autre part, le phénomène peut se manifester sur une aire plus ou moins grande autour du pôle végétatif, aire qui varie dans d'assez larges limites, semble-t-il, non seulement d'une espèce à l'autre, mais aussi dans les différents individus d'une même espèce. Je l'ai vu se produire sur un tiers, parfois sur une moitié environ de la surface de l'œuf, chez *L. serratus* et *L. squilla*, sur une étendue atteignant les deux-tiers, quelquefois même près des trois-quarts de cette surface, chez *Ples varians microgenitor*. Mais toujours il subsiste, autour du pôle animal, une calotte, de dimensions variables, dont tous les éléments, sans exception, deviendront et demeureront définitivement superficiels.

*
* *

Pendant ce temps, les énergides qui se sont accolées à la surface, du côté ventral de l'œuf, se multiplient activement, surtout par divisions tangentielles. Ces divisions répétées produisent des éléments à noyaux moins gros, qui envahissent peu à peu les espaces laissés libres par la migration en profondeur des premières cellules migratrices et font disparaître les plages anucléées précédemment décrites.

Bien mieux, les éléments superficiels deviennent plus abondants en cette région que partout ailleurs, et, en un point situé au voisinage du pôle vitellin, on voit bientôt s'individualiser une sorte de bande rubanée de cytoplasme parsemée de noyaux; elle paraît être le résultat, non seulement d'une prolifération

locale plus intense, mais avant tout de la concentration d'un certain nombre des énergides superficielles environnantes. Toujours est il que l'on voit apparaître pour la première fois une petite plage pluricellulaire purement protoplasmique, formée d'éléments étroitement accolés, alors que partout ailleurs il n'existe à la périphérie qu'un ensemble d'énergides étoilées, qui n'entrent en relation les unes avec les autres que par leurs prolongements. Elle indique l'emplacement futur du blastopore et de l'extrémité postérieure de l'ébauche embryonnaire; aussi lui donnerons-nous dès à présent le nom d'*aire blastoporique*. Sur le vivant, elle se distingue par sa transparence parfaite, qui contraste avec l'opacité relative de tout le reste de l'œuf; elle apparaît avec une grande netteté après coloration *in toto* à l'hémalun (fig. VI A). De forme irrégulière, elle dessine le plus souvent une bande assez étroite, qui peut se replier ou se recourber en V ou en U, et couvrir une surface dont la plus grande longueur peut égaler environ un cinquième du grand axe de l'œuf.

C'est à ce niveau qu'est à présent localisée la production des cellules endovitellines. Nous savons que ces éléments apparaissent tout d'abord d'une façon assez diffuse, prenant naissance en divers points d'un vaste territoire qui couvre une grande partie de la surface autour du pôle végétatif; ce territoire se réduit progressivement et finalement se confond avec l'aire blastoporique en voie de formation. Sitôt que cette aire est bien individualisée, on la voit s'enfoncer peu à peu au-dessous du niveau de la surface générale de l'œuf, comme si elle tendait à pénétrer dans le vitellus, ce qui détermine une petite excavation, peu profonde et largement évasée: c'est le *blastopore primitif* ou *problastopore* (pl. I, fig. 2 a). Ses contours se modèlent tout d'abord exactement sur ceux de l'aire blastoporique primitive; par la suite, ils peuvent se modifier plus ou moins, à cause des remaniements qu'entraînent le bourgeonnement des cellules profondes et l'apport de nouveaux éléments superficiels. On observe toujours une dépression centrale assez large, de forme polygonale, des angles de laquelle partent, dans des directions diverses, un petit nombre de courts diverticules, trois ou quatre par exemple, en forme de sillons étroits. Dans les intervalles qui séparent ces sillons

principaux, on distingue plus ou moins nettement une série de petits sillons secondaires moins bien marqués, moins profonds, disposés *grosso modo* d'une façon rayonnante, et qui viennent entailler les bords de la fosse ; ils correspondent aux limites,

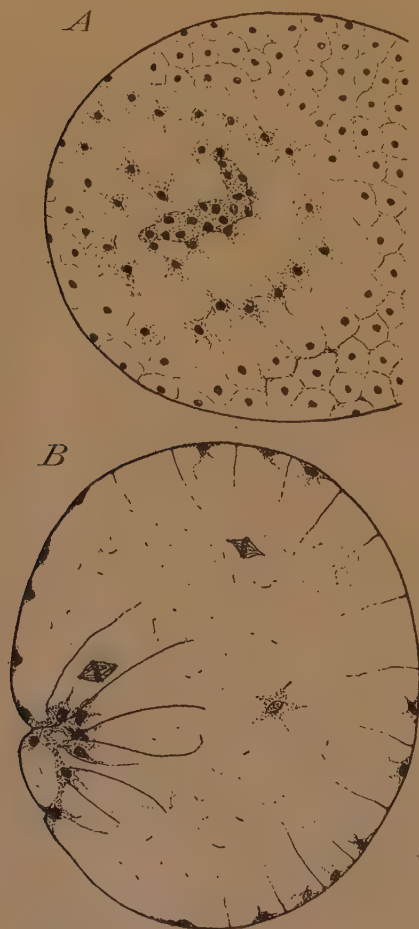


Fig. VI. — *Leander squilla*, formation de l'aire blastoporique et du problastopore. — A, œuf examiné *in toto* après coloration à l'hémalun. — B, coupe médiane d'un œuf à un stade légèrement plus avancé, montrant le bourgeon intravittellin, les pyramides sous-blastoporiques, les cellules endovittellines primaires. — G. = 403.

essentiellement changeantes, des éléments cellulaires superficiels qui délimitent le problastopore à l'instant considéré (fig. 2 a). L'excavation centrale est toujours notablement plus allongée suivant une certaine direction, qui peut être quelconque par rapport à celle du grand axe de l'œuf, mais qui paraît

coïncider avec l'axe de symétrie de la future ébauche embryonnaire.

Au moment où se constitue l'aire blastoporique, quelques éléments se détachent un à un de sa face profonde et fournissent d'emblée autant d'énergides endovitellines indépendantes. Une fois le problastopore formé, la partie invaginée donne naissance à un bourgeon, qui s'enfonce dans l'épaisseur du vitellus, où il tend bientôt à s'épanouir en s'étalant largement à une certaine distance au-dessous de la surface. Par suite de la forme irrégulière du problastopore, les coupes montrent souvent des aspects comparables à ceux que représentent la fig. 22 (pl. III) ou la fig. VI B; on y voit un bourgeon pluricellulaire endovitellin se rattachant d'une part, au moyen d'un gros pédoncule, au fond de l'excavation centrale, d'autre part, au moyen de quelques étroits tractus protoplasmiques, au fond de l'un des diverticules qui s'en détachent. Le bourgeon, dont la forme est très irrégulière et des plus variables, apparaît comme déchiqueté sur sa face profonde, ce qui est dû à ce que des cellules s'en détachent isolément pour émigrer, suivant des directions divergentes, dans l'épaisseur du deutoplasme.

Du côté ventral de l'œuf, tout autour du problastopore, les éléments périphériques sont entièrement étalés désormais à la surface et il n'existe plus aucune trace des pyramides vitellines primaires sous-jacentes. Par contre, au début de leur migration, les éléments amiboïdes qui rayonnent à partir du bourgeon endovitellin découpent le deutoplasme avoisinant en segments grossièrement pyramidaux, qui cette fois ne convergent plus vers le centre de l'œuf, mais bien au contraire vers un point situé à la périphérie, vers le fond du blastopore primitif; nous pourrions leur donner le nom de pyramides vitellines secondaires, mais comme il a déjà été employé, depuis BOBRETZKY, dans une tout autre acception, nous les appellerons *pyramides sous-blastoporiques* (fig. VI B).

Ajoutons que les éléments internes issus du blastopore primitif sont identiques à ceux que nous avons vu se former dans des stades moins avancés du développement; ce sont encore des *cellules endovitellines primaires*; nous verrons ultérieurement quelle est leur destinée probable et en quoi elles diffèrent

des cellules endovitellines secondaires qui fourniront l'endoderme.

*
* *

Pendant ce temps, du côté du pôle animal, les énergides de la calotte micromérique ont poursuivi leur mouvement centrifuge ; bientôt leurs portions centrales atteignent à leur tour la surface, où le cytoplasme s'étale aussitôt. Sur toute la périphérie de l'œuf, les éléments superficiels retirent peu à peu leurs derniers prolongements de la masse deutoplasmique sous-jacente, et corrélativement, les limites des pyramides primaires s'effacent dans leur partie profonde et se raccourcissent de plus en plus ; elles ont entièrement disparu lorsque tous les pseudopodes intravitellins ont été rétractés et que tout le protoplasme est devenu purement superficiel.

Nous savons que le processus débute du côté du pôle végétatif, sur le pourtour de l'aire blastoporique ; au stade représenté dans la figure VI, il est achevé sur la plus grande partie de la face ventrale de l'œuf, tandis qu'ailleurs, bien que tous les éléments soient déjà accolés à la surface, le retrait de leurs prolongements profonds n'est pas achevé, et les pyramides vitellines sont encore nettement discernables. Puis le processus gagne de proche en proche, se propage du côté dorsal, et atteint en dernier lieu le pôle animal : le *blastoderme* est alors constitué (pl. III, fig. 23 a).

Il importe de noter que ce blastoderme n'a pas du tout l'aspect d'un assise de cellules épithéliales contiguës, polyédriques, enveloppant le vitellus d'un manteau continu de protoplasme ; c'est l'idée que l'on tend cependant à s'en faire, à l'examen de la plupart des figures relatives à l'embryogénie des Crustacés décapodes, reproduites dans les ouvrages classiques, les auteurs ayant certainement, dans un grand nombre de cas, schématisé d'une façon excessive les faits observés, pour les faire cadrer avec la conception classique de la *blastula*. Ici du moins, le revêtement blastodermique est un tissu lâche, formé d'énergides extrêmement aplaties, étoilées, munies de prolongements ramifiés qui s'étalent sur le vitellus ; sur tout le pourtour de l'œuf, dans les intervalles qui séparent les différents éléments,

c'est surtout du deutoplasme qui affleure en surface. Les énergides blastodermiques, sans être tout à fait indépendantes les unes des autres, ne sont que faiblement anastomosées par les extrémités de leurs prolongements.

Lorsque s'achève l'individualisation du blastoderme, ses éléments sont répartis d'une façon à peu près uniforme (exception faite pour l'aire blastoporique), et de plus, il n'y a pas de différences de taille bien considérables entre ceux du pôle animal et ceux du pôle végétatif; les premiers sont pourtant de dimensions plus restreintes, mais le passage d'une région à l'autre se fait par des transitions tout à fait insensibles.

Chez la plupart des Décapodes, la segmentation aboutit à la formation d'une *periblastula* de structure très simple : tout le protoplasme est condensé dans un blastoderme périphérique enveloppant une masse interne purement vitelline. Cette structure typique est bien illustrée notamment par les figures de P. MAYER et de CANO (relatives à *Eupagurus Prideauxi* et *Dromia vulgaris*) reproduites par KORSCHULT et HEIDER (1909, p. 122 et 129). Plus tard seulement se forme un petit amas cellulaire superficiel plus dense, qui, par prolifération profonde, donnera naissance aux tissus internes. De la sorte une coupure nette peut être établie, dans l'histoire du développement, entre la phase de segmentation et celle de la formation des feuilletts embryonnaires, durant laquelle apparaissent les premiers tissus internes.

Les faits ne se présentent pas avec la même simplicité dans les espèces précédemment étudiées, où la première phase, qui se termine avec l'achèvement du blastoderme, paraît chevaucher en quelque sorte sur la seconde, et où il n'est possible à aucun moment de reconnaître une *periblastula* typique. D'une part en effet, des éléments internes, émigrés de la périphérie, se montrent dans le vitellus à un stade relativement peu avancé de la segmentation; d'autre part une cavité blastoporique est déjà bien reconnaissable, marquant le point où se produit une active prolifération interne, à un moment où l'assise blastodermique n'est pas encore différenciée sur la face dorsale de l'œuf.

*
* *

L'apparition précoce de cellules endovitellines, se produisant sur un large espace autour du pôle végétatif, n'a pas été observée par BOBRETZKY (1873) chez *L. adspersus*. Elle est très nette au contraire dans les divers types d'Alphéidés étudiés par HERRICK (in BROOKS and H., 1892). Chez *Cragon*, d'après KINGSLEY (1887), des éléments cellulaires existeraient dès un stade extrêmement précoce, dans le centre de l'œuf ; ils ne proviendraient pas d'une migration centripète, d'éléments périphériques, mais auraient été produits sur place et seraient issus du premier noyau de segmentation. Ultérieurement les cellules endovitellines, après s'être multipliées, gagneraient à leur tour la surface, en se dirigeant toutes vers un point déterminé, caractérisé par une active prolifération des cellules blastodermiques, et cet apport d'éléments profonds contribuerait à édifier l'aire germinative. J'ai montré (p. 51) que le prétendu élément cellulaire représenté dans la fig. 4 (pl. I) du mémoire de KINGSLEY, au centre d'un œuf divisé en 16 blastomères, correspond en réalité à une goutte de liquide albumineux issu du deutoplasme ; quant à la fig. 6 qui, d'après l'auteur, montre avec la dernière évidence la migration centrifuge des cellules endovitellines, elle se rapporte, bien au contraire, à un stade où ces éléments commencent à se détacher de la surface, au niveau de l'aire blastoporique, pour émigrer dans le vitellus central. L'erreur de KINGSLEY provient de ce que, n'ayant pas prélevé ses matériaux d'étude sur des sujets conservés en vie au laboratoire, il a interverti l'ordre des stades de développement rencontrés au hasard de ses pêches. Il ressort d'ailleurs de la description et des figures de WELDON (1892) qu'aucun élément cellulaire n'existe dans le vitellus central avant le début du bourgeonnement qui se produit au-dessous de l'aire blastoporique primitive. Par contre, à l'examen de la fig. 14 (pl. XXI) du travail de WELDON, on voit que, chez le *Cragon* comme chez les *Palæmoninæ*, l'aire blastoporique donne naissance à des éléments endovitellins avant que ne soit achevée la différenciation complète du blastoderme, à un moment où les pyramides vitellines primaires existent encore sur la plus grande partie du pourtour de l'œuf.

Chez *Xiphocaridina compressa*, des noyaux apparaissent dans le vitellus central au cours de la segmentation. ISHIKAWA (1885) ne se prononce pas nettement sur la question de leur origine, mais il semble que les œufs les plus jeunes dans lesquels il les ait observés étaient déjà divisés en 128 segments ; il est peu douteux qu'ils ne proviennent d'une migration centripète d'éléments périphériques, antérieure à l'invagination blastoporique.

Il ne semble pas exister de relation immédiate entre les dimensions de l'œuf, par conséquent la plus ou moins grande abondance des matériaux nutritifs, et le moment où apparaissent les premières cellules migratrices. Contrairement à ce qui se passe dans la plupart des Insectes, on ne voit jamais de noyaux de segmentation persister dans le vitellus central pour organiser sur place des cellules endovitellines ; tous, sans exception, se portent tout d'abord à la périphérie, chacun d'eux appartenant en propre à l'un des blastomères de la jeune *morula*.

CHAPITRE V

FORMATION DE L'ÉBAUCHE EMBRYONNAIRE

1. — Évolution de l'aire blastoporique. Le blastopore définitif.

Nous savons que la formation de l'aire blastoporique est due essentiellement au fait qu'un certain nombre d'éléments superficiels viennent se condenser au niveau du pôle vitellin. La figure VI A (p. 62) donne bien l'impression d'un tel processus; l'aire blastoporique en voie de développement y apparaît d'autant mieux que la condensation cellulaire qui lui a donné naissance a momentanément fait le vide en quelque sorte dans la zone immédiatement avoisinante. On voit en effet se dessiner, tout autour de cette aire, une bande superficielle dépourvue de noyaux et suivant laquelle affleure presque uniquement du deutoplasme; c'est que les noyaux qui l'occupaient viennent de l'abandonner pour prendre part au rassemblement. Plus en dehors, on voit une nouvelle rangée d'éléments blastodermiques se détacher de l'ensemble du réseau cellulaire périvitellin; eux aussi viendront converger un peu plus tard vers le blastopore, qui commence à se creuser et à s'enfoncer dans le deutoplasme sous-jacent.

Dans chacun des segments radiés qui découpent le pourtour du blastopore primitif (pl. I, fig. 2 a), cytoplasme et noyau plongent finalement par dessus bord et pénètrent à leur tour dans l'excavation. Les éléments qui en tapissent le fond et les parois sont entraînés peu à peu dans le vitellus, mais sont remplacés au fur et à mesure par les nouveaux arrivants. De cette façon, tous les éléments du blastoderme qui occupaient un certain territoire autour du pôle végétatif sont destinés à devenir des cellules migratrices endovitellines, après avoir appartenu suc-

cessivement aux parois du problastopore, puis au bourgeon intravitellin sous-blastoporique.

Au moment où le blastoderme achève de s'individualiser sur la face dorsale de l'œuf, des modifications importantes se produisent au niveau de l'aire blastoporique. Le bourgeon intravitellin se rétracte et se condense, au-dessous de la surface, en un amas lenticulaire relativement peu épais, formé seulement de deux ou trois couches de cellules. En même temps la cavité du blastopore primitif se réduit ; elle s'atténue et s'efface gra-

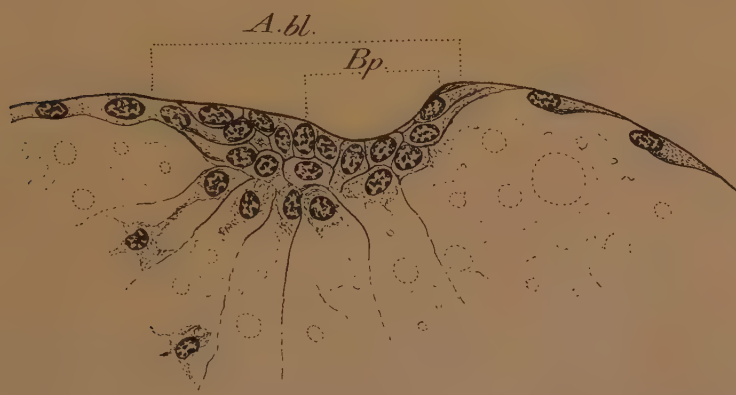


Fig. VII. — Œuf de *Leander squilla* au moment de la dislocation du blastoderme (stade de la fig. 3, pl. I) ; coupe faite suivant le plan de symétrie de l'ébauche embryonnaire en voie de formation. *A. bl.*, aire blastoporique ; *Bp.*, blastopore définitif. Au-dessous de l'aire blastoporique, les premiers vitellophages ; en arrière du blastopore (à droite), deux éléments blastodermiques en voie de migration. G. = 285.

duellement dans sa portion antérieure ; il n'en subsiste plus guère en fin de compte que la partie postérieure, qui prend l'aspect d'une petite fossette assez profonde, nettement circonscrite et à contours assez régulièrement arrondis (pl. I, fig. 3 a) : elle représente le *blastopore* définitif (*Bp.*, fig. VII). De la face interne de l'aire blastoporique, au-dessous et en avant de l'excavation, continuent à se détacher des éléments migrants, qui même donnent encore lieu pendant quelque temps à la production de pyramides vitellines secondaires (fig. VII). Mais, comme nous le verrons dans le chapitre suivant, ces éléments diffèrent de ceux qui les ont précédés, et peuvent leur être opposés sous

le nom de *cellules endovitellines secondaires*; disons dès à présent que ce sont de véritables *vitellophages*, qui digèrent activement les substances nutritives accumulées dans l'œuf. Leur apparition marque une phase capitale dans l'histoire du développement et paraît être en relation avec le déclenchement d'un mécanisme très particulier qui aboutit à la formation de l'ébauche embryonnaire.

2. — Migration et concentration des éléments du blastoderme. — L'aire embryonnaire et le sac vitellin.

Nous avons vu que l'aire blastoporique semble exercer une attraction sur les éléments blastodermiques voisins, qui viennent se fusionner dans sa masse. Le processus tend à s'accroître peu à peu et prend une plus grande extension; il gagne de proche en proche, atteignant des zones de plus en plus éloignées, et se propage sur les faces latérales et même sur la face dorsale de l'œuf, où le revêtement blastodermique vient à peine de se compléter.

A un moment donné, plus ou moins tôt suivant les individus, le mouvement de concentration s'accroît subitement et prend une tout autre allure. Le réseau des érigides superficielles se disloque; rétractant leurs prolongements, elles deviennent tout à fait indépendantes les unes des autres; puis, chacune agissant pour son propre compte, elles se mettent en route dans la direction du blastopore, et parcourent à la surface du vitellus un chemin plus ou moins long. Dans chacune d'elles, le noyau prend une position tout à fait excentrique et semble diriger le mouvement, entraînant derrière lui la masse principale du cytoplasme, qui s'étire en une longue bande rubanée (fig. VII à IX, et pl. I, fig. 3). La progression paraît se faire par une série de déformations au cours desquelles l'élément tantôt se rétracte et prend une forme plus globuleuse, tantôt s'allonge et s'aminuit en projetant plus loin en avant l'extrémité qui renferme le noyau (les deux éléments situés au bas de la fig. VIII A, montrent assez bien ces deux états successifs).

Le mouvement doit être relativement rapide, car ce stade est assez fugace. Sur les œufs fixés au moment propice et colorés en masse, les traînées de cytoplasme marquent comme

d'un sillage le chemin parcouru par chacun des noyaux, et leur ensemble donne l'impression d'un système de lignes de forces qui convergent toutes sur la face ventrale, dans la direction du

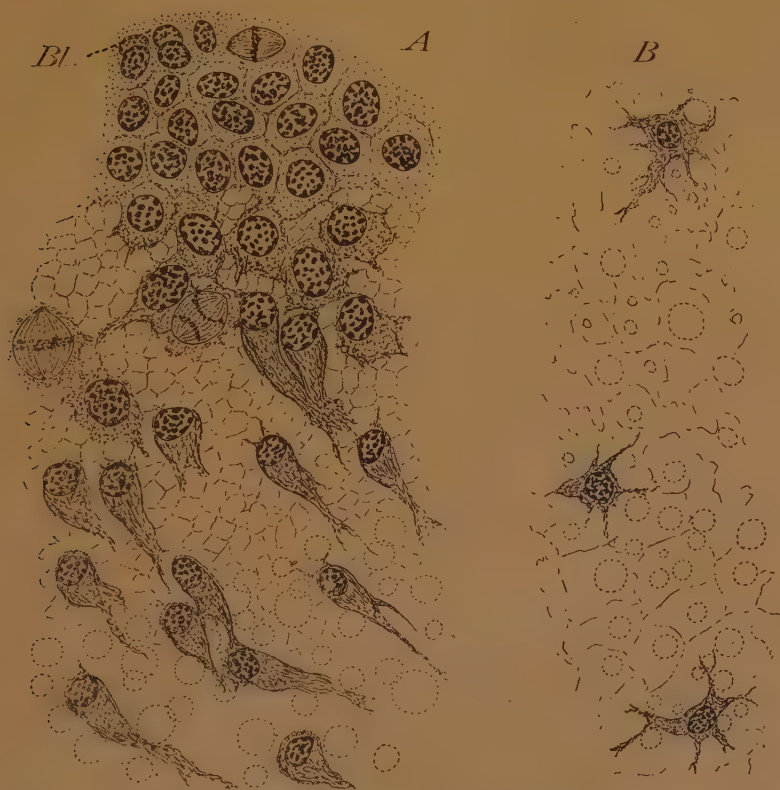


Fig. VIII. — OEuf de *Leander squilla* examiné en surface, après coloration au glyc-hémalun, au moment de la formation de l'ébauche embryonnaire (stade de la fig. 3, pl. I). En A, on voit une partie du faisceau postérieur des éléments blastodermiques migrants; ils viennent se fusionner dans l'aire blastoporique au niveau du blastopore, Bl. — En B, portion de la surface située à l'opposé du blastopore. — G. = 320.

blastopore. Quelques éléments se divisent en cours de route. Si la division se fait suivant la direction même du déplacement, l'un des deux noyaux-fils, le plus antérieur, reprend immédiatement sa progression, tandis que l'autre se trouve un certain temps immobilisé (le cas s'observe dans la moitié supérieure de la

fig. 3 b). Lorsque la division se fait dans un sens plus ou moins transversal par rapport au mouvement, les deux noyaux qui en proviennent peuvent cheminer côte à côte, les deux bandes cytoplasmiques qu'ils entraînent à leur suite pouvant rester momentanément fusionnées par leur extrémité postérieure (on voit un cas de ce genre dans la partie médiane de la fig. VIII A).

Généralement, les éléments paraissent plus ou moins nettement groupés, au cours de leur migration, en trois larges



Fig. IX. — *Leander squilla*, œufs examinés *in toto* après coloration à l'hémalum. L'œuf A montre un cas anormal : la bandelette embryonnaire droite est déjà formée, tandis que les éléments blastodermiques qui formeront la bandelette embryonnaire gauche sont encore en voie de migration (remarquer la position assez exceptionnelle du blastopore qui occupe exactement l'un des pôles géométriques). L'œuf B est vu par la face supérieure ; la croix indique l'emplacement de l'ancien pôle protoplasmique. G. = 94.

faisceaux (fig. 3 a et b) : l'un (p.) situé en arrière et dans le prolongement direct de l'aire blastoporique, les deux autres (l.) disposés symétriquement à droite et à gauche et aboutissant sur les côtés et aussi en avant de cette aire. La figure IX A montre un cas très exceptionnel qui a été observé une seule fois, dans un œuf où le pôle végétatif, à présent occupé par le blastopore, coïncidait avec l'un des pôles géométriques : la migration active des éléments blastodermiques était achevée en arrière du blas-

topore et dans l'un des faisceaux latéraux, celui de droite, tandis qu'elle battait encore son plein dans le faisceau de gauche où le mouvement marquait donc un léger retard.

Lorsqu'une concentration cellulaire suffisamment dense s'est opérée dans les parages du blastopore, le mouvement devient beaucoup plus lent; les éléments migrants perdent la forme rubanée si caractéristique de la phase qui précède; leur cytoplasme s'écoule en partie en avant du noyau, de sorte que celui-ci reprend une position normale, au centre d'une énergidie vaguement étoilée, dont les prolongements peuvent s'anastomoser avec ceux des éléments voisins.

Un certain nombre de ces éléments, ceux qui étaient les plus proches de l'aire blastoporique, et presque tous ceux qui l'ont atteinte par son extrémité postérieure, pénètrent dans la cavité même du blastopore, prenant la place des éléments qui ont émigré en dernier lieu dans le vitellus et fournissant en même temps les matériaux nécessaires à la production de nouveaux vitellophages. D'autres l'atteignent par les côtés et par l'avant; ceux-ci, pour la plupart, se comportent différemment: au lieu de pénétrer dans l'aire blastoporique elle-même, ils s'amassent à son contact immédiat en lui formant deux ailes latérales, disposées symétriquement à droite et à gauche, et auxquelles nous donnerons dès à présent le nom, qui sera justifié par la suite, de *lames mésectoblastiques* (fig. X, *L. m.*, p. 77, et pl. I, fig. 3 a et 4 a). Puis, l'afflux des éléments blastodermiques fait apparaître en dernier lieu, en avant de ces lames, deux larges bandes cellulaires, qui s'en distinguent dès l'origine parce qu'elles sont formées tout d'abord d'un tissu moins dense; elles s'étendent suivant deux directions divergentes qui forment entre elles un angle variable. On reconnaît dès lors à la surface de l'œuf un important groupement cellulaire, qui dans l'ensemble affecte la forme d'un V, dont le blastopore occupe la pointe (fig. 4 a): c'est la première ébauche du corps de l'embryon.

*
* *

L'ébauche embryonnaire apparaît d'autant plus nettement que tout autour d'elle, de même que dans l'intervalle compris entre les deux branches du V, le vitellus n'est plus revêtu que

d'un tissu cellulaire très lâche, beaucoup moins dense que le revêtement blastodermique primitif (il suffit de comparer par exemple les fig. 2 et 6 de la pl. I, ou les fig. VI A, p. 62, et XII, p. 98) ; ce tissu est constitué par d'anciens éléments migrants, provenant du côté opposé de l'œuf, et qui ont été immobilisés sur place sans avoir atteint l'aire embryonnaire ; ils contribuent à former l'enveloppe du sac vitellin, dont l'ensemble correspond à toute la portion dorsale du corps, la paroi ventrale, ou neurale, de l'embryon étant seule individualisée au début.

A vrai dire, cette enveloppe périvitelline est extrêmement incomplète ; si, au voisinage de l'aire embryonnaire, ses éléments peuvent entrer en contact les uns avec les autres au moyen de leurs prolongements, et s'anastomoser en un réticulum protoplasmique, il est difficile de parler d'un véritable revêtement cellulaire lorsqu'on examine l'œuf du côté opposé, par l'ancien pôle animal. C'est qu'en effet la presque totalité des énergides blastodermiques de la face dorsale ont abandonné elles aussi leur position primitive, pour progresser, sur une distance plus ou moins grande, dans la direction de l'aire blastoporique ; seuls, un très petit nombre de noyaux, dans la région qui est exactement l'antipode du blastopore, se sont trouvés sollicités dans des directions diverses par des forces égales et de sens contraire, et sont restés par suite à peu près immobiles ou n'ont subi qu'un déplacement insignifiant. Dans certains cas même on observe, juste à l'opposé du blastopore, un élément unique, resté seul au milieu d'une vaste plage anucléée presque entièrement formée de vitellus (fig. XII B, p. 98). Dans tous les cas, sur une grande étendue de la face dorsale ne subsistent qu'un petit nombre d'énergides éparses, largement séparées et tout à fait indépendantes les unes des autres (fig. VIII B).

*
* *

Les phénomènes qui viennent d'être décrits ont été étudiés surtout, et suivis avec soin, chez *L. squilla*, mais on les retrouve avec les mêmes traits essentiels chez *L. serratus*. A ma connaissance, les processus si particuliers qui aboutissent à la formation de l'ébauche embryonnaire dans ces deux espèces n'ont été observés nulle part ailleurs jusqu'à présent. Dans les figures

données par les auteurs et les descriptions généralement sommaires et assez vagues qui s'y rapportent, les premières traces de l'aire embryonnaire, chez la plupart des *Caridea*, paraissent bien résulter tout d'abord d'une condensation d'éléments superficiels, suivie d'une active prolifération locale ; mais cette condensation n'affecte qu'une portion restreinte du blastoderme, qui subsiste dans son intégralité et ne cesse à aucun moment de former un réseau cellulaire à peu près homogène sur tout le reste de la surface de l'œuf.

Les phénomènes décrits par Mc MURRICH (1895) chez l'Iso-pode *Jæra marina* se rapprochent dans une certaine mesure des faits observés chez *Leander* ; mais le procédé suivant lequel s'opère la condensation est néanmoins bien différent. Lorsque le processus débute, la portion du blastoderme qui fournira les tissus mésendodermiques est disposée en une bande formée d'éléments cellulaires qui sont déjà étroitement accolés ; ils conservent constamment leurs connexions, tout en se resserrant et se condensant du côté ventral en un disque qui s'enfouira dans le vitellus. Quant à la portion ectodermique du blastoderme, elle comprend un réseau d'éléments étoilés peu nombreux et de grandes dimensions ; ce réseau devient seulement plus serré sur la face ventrale, tandis qu'il élargit ses mailles et devient plus lâche sur la face opposée. Mais on ne voit pas, comme chez *Leander*, le blastoderme se disloquer et ses éléments se rendre indépendants pour émigrer individuellement, comme un essaim de petits organites distincts, attirés vers la région où bourgeonnent en profondeur les tissus embryonnaires internes.

CHAPITRE VI

LA GASTRULATION ET L'ORIGINE DES TISSUS MÉSENDODERMIQUES

1. — La fente archentérique. — Disparition du blastopore.

Pendant que se déroulent les processus qui aboutissent à la première différenciation de l'ébauche embryonnaire, beaucoup d'éléments blastodermiques mobiles viennent se fusionner dans l'aire blastoporique elle-même. Nous avons vu que l'appoint principal paraît être fourni par ceux qui proviennent de la région de l'œuf située en arrière du blastopore (fig. VIII A, p. 71, et pl. III, fig. 3 a, p). Au terme de leur migration, ils s'accolent les uns aux autres, prenant par pression réciproque une forme polyédrique, et donnent naissance à un tissu compact, où les limites cellulaires sont bien visibles (partie supérieure de la fig. VIII A). Leur volume s'accroît, et le noyau lui-même se gonfle, ce qui est probablement dû à une absorption locale d'eau.

Il y a donc simultanément, au niveau du blastopore, augmentation du nombre et du volume des éléments ; il en résulte que l'invagination s'accroît et qu'un plus grand nombre d'énergides sont poussées en profondeur. Jusqu'ici le blastopore consistait en une simple fossette arrondie et largement ouverte ; mais à ce moment il s'approfondit suivant la ligne médiane et donne bientôt naissance à une fente étroite, allongée dans le sens antéro-postérieur, et dont les parois sont formées d'une couche épithéliale de grosses cellules turgescents (pl. III, fig. 23 b). Sur une série de coupes transversales, on voit que cette fente s'atténue graduellement au niveau du bord antérieur du blastopore ; les éléments qui la bordent passent insensiblement, vers l'avant, à un massif cellulaire plein, qui pénètre moins profondément dans le vitellus sous-jacent, et qui n'est

autre chose que la portion antérieure, non excavée, de l'aire blastoporique (fig. X).

La fente étroite qui prolonge momentanément vers l'intérieur la cavité du blastopore peut être considérée comme une ébauche d'archentéron ; elle représente une invagination gastrulaire.

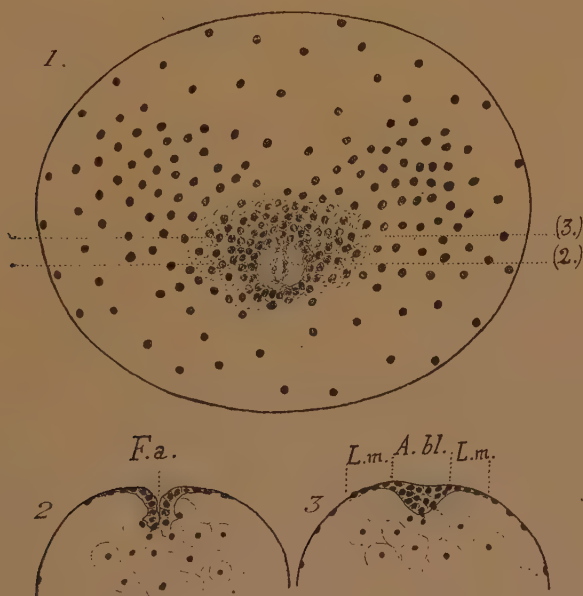


Fig. X. — OEuf de *Leander squilla* au moment de la formation de la fente archentérique. En 1, examen *in toto* après coloration à l'hémalun (remarquer l'orientation assez exceptionnelle de l'aire embryonnaire, dont le plan de symétrie est perpendiculaire au grand axe de l'œuf). — 2, coupe transversale passant par le blastopore et la fente archentérique, *F. a.* — 3, coupe transversale passant par la portion antérieure de l'aire blastoporique, *A. bl.* ; *L. m.*, lames méséctoblastiques (On voit en 2 et 3 les vitellophages avec les balles vitellines). En 1, G. = 103 ; en 2 et en 3, G. = 54.

Mais son évolution ne va pas plus loin, car, en s'enfonçant davantage dans le vitellus, son revêtement épithélial se dissocie en éléments distincts qui perdent leurs connexions et deviennent indépendants. En effet, par toute sa face interne, mais surtout au niveau de la fente nouvellement formée, l'aire blastoporique émet dans le vitellus des éléments migrants différenciés en vitellophages. Cette émission se ralentit une fois que

les deux branches du V de l'ébauche embryonnaire sont bien individualisées. Les parois de l'invagination se rapprochent alors et se fusionnent sur la ligne médiane, de sorte que la fente archentérique n'a qu'une existence très passagère et se trouve remplacée par un massif cellulaire plein (pl. IV, fig. 24 b).

Le processus se poursuit dans le blastopore lui-même, dont le fond se surélève, et qui ne forme bientôt plus à la surface de l'œuf qu'une légère dépression de moins en moins accusée ; elle cesse en général d'être reconnaissable au moment où les ébauches des appendices naupliens commencent à avoir des contours bien indiqués.

La genèse et l'évolution de la fente archentérique ont été suivies seulement chez *L. squilla* ; je n'ai pu étudier les stades correspondants du développement chez *L. serratus*, mais il est bien probable qu'ils y revêtent un aspect très analogue, étant donnée la similitude fondamentale que présente l'ensemble des phénomènes de l'embryogénèse dans ces deux espèces.

On trouve reproduites dans certains traités classiques (par exemple dans KORSCHULT et HEIDER, 1910, p. 340), quelques-unes des figures de BOBRETZKY (1873) relatives à la gastrulation et à la formation des feuilletés embryonnaires chez le *Palémon*. On y voit l'assise blastodermique superficielle s'invaginer et former une excavation dont les dimensions sont probablement très exagérées ; cette excavation se transforme en une petite cavité gastrulaire qui devient close et perd toute relation avec l'extérieur, par suite de la fermeture du blastopore, dont les bords se rapprochent et se soudent au-dessus d'elle. Il est certain que les phénomènes ne sont pas essentiellement différents dans l'espèce étudiée par BOBRETZKY (*Leander adspersus*) de ce qu'ils sont chez les autres *Caridea*. Comme l'ont vu ISHIKAWA (1885) et WELDON (1892), le premier chez *Xiphocaridina*, le second chez *Crangon*, une très petite cavité close, un vide temporaire, peuvent se produire d'une façon plus ou moins accidentelle dans la zone de prolifération sous-jacente au blastopore. Ce vide résulte de l'écartement momentané de quelques cellules primitivement contiguës ; d'autres fois il apparaît entre le vitellus et les cellules profondes de l'aire blastoporique ; il ne fait que traduire à nos yeux des déplacements mécaniques

purement contingents, liés aux remaniements intenses que subissent à ce moment les tissus dans cette région. J'ai également vu quelque chose d'analogue chez *L. squilla*, où il arrive parfois qu'un très petit espace vide subsiste quelque temps au fond de la fente archentérique, ou même réapparaisse d'une façon transitoire à un niveau quelconque ; il n'y a vraiment rien là de comparable au schéma classique de l'archentéron se transformant en un sac clos par fermeture du blastopore, comme cela se produit dans la *gastrula* de bon nombre d'œufs holoblastiques.

WELDON, dans son travail sur le *Crangon* (1892), appelle l'attention sur la présence, en avant du blastopore, d'une région dans laquelle il est impossible de distinguer nettement une assise ectodermique bien individualisée, formant un revêtement continu à l'ensemble des éléments sous-jacents ; les coupes donnent l'impression qu'il existe une continuité parfaite entre les éléments qui occupent une position superficielle et ceux qui appartiennent aux tissus profonds. D'après lui, on doit peut-être voir dans cette particularité l'indication d'une tendance qu'aurait le blastopore à s'allonger vers l'avant sur la ligne médiane ventrale, ce qui aurait une certaine importance au point de vue de la morphologie générale. Or on observe quelque chose d'analogue chez *Leander*, dans les coupes qui intéressent la région située immédiatement en avant du blastopore ; mais dans cette région nous reconnaissons la partie antérieure de l'aire blastoporique primitive, dont les cellules continuent à bourgeonner en profondeur, après que la cavité du problastopore a cessé d'exister à ce niveau ; sa présence traduit, non pas une tendance du blastopore à s'allonger vers l'avant, mais bien au contraire le retrait graduel de sa cavité d'avant en arrière et sa localisation définitive à l'extrémité postérieure de l'aire blastoporique (1).

(1) Chez *Crangon*, la particularité signalée par WELDON doit peut-être s'expliquer d'une autre façon ; il semble, d'après les figures données par l'auteur, que les deux lames mésoblastiques, qui, comme nous le verrons, bourgeonnent du mésoderme par leur face profonde, viennent se rejoindre et se fusionner sur la ligne médiane, en avant du blastopore.

2. — Cellules endovitellines primaires et secondaires. Le mésenchyme intravitellin et les véritables éléments endodermiques ou vitellophages.

Par opposition aux *cellules endovitellines primaires*, apparues dans le vitellus à des stades antérieurs du développement, nous avons désigné du nom de *cellules endovitellines secondaires* celles qui continuent à se détacher de la face profonde de l'aire blastoporique, une fois la segmentation terminée et le blastopore définitif bien individualisé. Ces deux catégories se justifient-elles, ou bien n'ont-elles d'autre intérêt que de faciliter l'exposé des faits, en permettant de mieux caractériser deux phases successives établies d'une façon plus ou moins arbitraire dans l'histoire du développement ?

Remarquons qu'il semblerait de prime abord plus rationnel, si l'on envisage le point de vue purement descriptif, de classer dans une première catégorie les éléments endovitellins qui naissent d'une façon diffuse dans la *morula* ; puis de considérer comme le début d'une phase nouvelle le moment où cette prolifération cesse d'être diffuse pour se localiser dans une région bien déterminée, d'étendue restreinte, correspondant à l'aire blastoporique. Or, tant au point de vue de leur structure que de leur comportement, les cellules détachées du bourgeon intravitellin sous-blastoporique (Pl. III, fig. 22) sont identiques aux cellules migratrices internes apparues les premières dans la *morula*. Par contre, à partir du moment où ce bourgeon s'est rétracté pour se condenser au-dessous de la surface, les cellules endovitellines de nouvelle formation diffèrent des précédentes à la fois par leur aspect et par leur manière d'être. Ce moment est aussi celui où le blastoderme achève de se constituer ; on peut donc le considérer comme marquant la fin de la phase de segmentation de l'œuf et le début de la phase qui est caractérisée surtout par la différenciation des feuilletts embryonnaires.

On sait que le résultat essentiel de la segmentation est de fragmenter l'énergide primitive unique du zygote en un grand nombre d'énergides, dont les dimensions se réduisent de plus en plus et se rapprochent peu à peu de la taille habituelle des

cellules de l'espèce considérée. Durant tout ce temps il n'y a pas d'accroissement sensible de la quantité totale du cytoplasme. La masse totale des noyaux s'accroît au contraire dans des proportions considérables, de façon à rétablir peu à peu le rapport nucléo-cytoplasmique normal, dont la valeur s'était trouvée profondément modifiée au cours de la maturation de l'œuf, la plus grande partie des matériaux nucléaires ayant à ce moment diffusé dans le cytoplasme. On admet à présent que, pendant la segmentation, la chromatine des nouveaux noyaux s'édifie aux dépens de cette réserve de nucléoprotéides accumulée dans le cytoplasme (MASING, FAURÉ-FRÉMIET, E. GODLEWSKI *jun.*, etc.). Comme on l'a observé déjà dans un assez grand nombre d'espèces appartenant à des groupes divers, la présence d'abondants matériaux nucléaires dans le cytoplasme de l'œuf se traduit notamment par l'intensité avec laquelle il se laisse imprégner par les colorants basiques.

Or le fait est particulièrement net chez *Leander squilla*, où les colorants nucléaires, surtout l'hématoxyline, permettent seuls de bien mettre en évidence, dans l'œuf encore insegmenté renfermant de un à quatre noyaux, le réticulum cytoplasmique (pl. III, fig. 17 *b*). Dans les stades ultérieurs le cytoplasme ne se colore plus en totalité et d'une façon à peu près homogène; le réactif décele une multitude de granulations basophiles (fig. 20, *b* et *c*; 21, *b* à *e*, et 22), qui se colorent d'une façon de moins en moins intense au fur et à mesure que les divisions se répètent et que s'organisent un plus grand nombre de noyaux. Cette affinité pour l'hématoxyline va s'affaiblissant graduellement, jusqu'à la fin de la segmentation, c'est-à-dire jusqu'au moment où toute la réserve chromatoplastique a été utilisée. Comme tous les éléments que renferme l'œuf avant que la segmentation ne soit entièrement accomplie, les *cellules endovitellines primaires*, quels qu'aient été le moment et le lieu de leur production, se distinguent par leur *grande taille* et par leur cytoplasme parsemé de *granulations basophiles* (fig. 21 et 22).

D'autre part, la substance chromatique de leur noyau est peu condensée et répartie en de nombreux corpuscules distribués d'une façon régulière et de dimensions assez uniformes. Elles continuent à se multiplier, au sein du vitellus, par *divi-*

sion indirecte, et offrent des mitoses tout à fait normales, ne différant en rien de celles des éléments superficiels (fig. VI B, p. 62, et fig. 22); c'est là une particularité qui paraît peu compatible avec une spécialisation bien marquée et l'exercice d'une fonction trophique intensive; et de fait, le vitellus n'est pas sensiblement altéré à leur contact; elles méritent à peine le nom de vitellophages.

Sitôt détachées, soit de la surface, soit du bourgeon intravitellin sous-blastoporique, elles émigrent rapidement et se dispersent dans toutes les parties de l'œuf, de sorte qu'on ne les trouve pas groupées en plus grande abondance au voisinage de leur lieu d'origine. Chez *L. serratus*, lorsque, après leur dispersion dans le vitellus, elles sont devenues relativement peu mobiles, elles délimitent autour d'elles des zones d'influence, sous forme de grosses vésicules deutoplasmiques arrondies; celles-ci ne sont indiquées que d'une façon beaucoup plus vague, ou même sont en général tout à fait indistinctes, chez *L. squilla* et chez *Ples varians microgenitor*.

*
**

La fin de la segmentation marque une étape capitale dans l'évolution de l'œuf. Le rapport nucléo-cytoplasmique normal se trouvant rétabli, c'est le début d'une phase de métabolisme intense, matériaux cytoplasmiques et nucléaires s'édifiant désormais par synthèse à partir des éléments deutoplasmiques de réserve. L'embryogénèse proprement dite va commencer, et ce sont les *cellules endovitellines secondaires*, nettement spécialisées comme éléments trophiques, qui vont, en digérant le vitellus, fournir les produits solubles et assimilables nécessaires à l'édification progressive du corps de l'embryon.

On voit tout d'abord se détacher des tissus sous-blastoporiques des éléments qui paraissent intermédiaires entre les deux catégories successives d'énergides endovitellines. Bientôt ils cessent de donner lieu à la production de pyramides vitellines, et cette particularité suffit à montrer que leurs propriétés ne sont plus les mêmes. Une fois isolés dans le vitellus ils perdent très vite l'aspect des grosses cellules turgescentes qui leur ont donné naissance (pl. III, fig. 23 b). Ils diffèrent même nettement,

à première vue, de ceux qui les ont précédés, par leur taille plus réduite ; le noyau lui-même est plus petit ; la chromatine, beaucoup plus condensée, ne forme qu'un petit nombre de corpuscules plus gros, irréguliers, qui peuvent même se grouper en un réseau serré et cessent alors d'être discernables individuellement. En outre, le cytoplasme ne présente plus de granulations basophiles. Tandis que, après coloration par l'hématoxyline, les cellules endovitellines primaires se présentaient sous l'aspect de grosses taches munies d'expansions irrégulières, la présence des cellules endovitellines secondaires se traduit seulement, de prime abord, par de petites taches arrondies très fortement colorées, qui correspondent seulement aux noyaux.

Contrairement aux précédentes, les cellules endovitellines secondaires, dès leur pénétration dans le deutoplasme, se multiplient exclusivement par *division directe*, amitotique. Lorsque la division va se produire, le noyau devient vésiculeux et ne se colore plus d'une façon aussi intense par l'hématoxyline ; puis on le voit s'étrangler ; ses contours prennent peu à peu l'aspect d'un 8, dont les deux moitiés s'écartent finalement pour constituer deux noyaux-fils plus petits ; ceux-ci se partagent le cytoplasme, dont la division suit presque immédiatement. Enfin ces éléments sont de véritables *vitellophages* ; ils digèrent le vitellus, dont l'aspect se modifie à leur contact, où il prend une teinte un peu différente sous l'action des colorants.

Une poussée intense de vitellophages accompagne la formation de la fente archentérique ; relativement peu nombreux jusque-là dans le deutoplasme, ils y apparaissent subitement en abondance à partir de ce stade. Dès le début ils se montrent moins mobiles que les cellules endovitellines primaires. Nous avons vu comment celles-ci, aussitôt isolées, se dispersaient rapidement dans toutes les directions, les pyramides sous-blastoporiques semblant en quelque sorte tracer d'avance le chemin qui sera suivi par chacune d'elles (fig. VI B, p. 62). Les vitellophages, au contraire, ne se répartissent pas immédiatement dans tout l'intérieur de l'œuf, et avant même qu'ils ne soient complètement détachés du tissu d'où ils bourgeonnent, chacun d'eux se délimite au sein des réserves nutritives un territoire d'influence (balles ou sphères vitellines), dont les con-

tours sont grossièrement sphériques ou plus ou moins polyédriques par pression réciproque (fig. X, 2 et 3, et pl. III, fig. 23). L'apparition de telles balles vitellines paraît incompatible avec une grande mobilité des énergides qu'elles contiennent; leurs contours s'effacent d'ailleurs lorsque ces énergides viennent à se déplacer avec une certaine rapidité, comme cela se produit lorsqu'elles sont attirées, grâce à leur chimiotactisme, par la présence, dans le voisinage, d'éléments cellulaires morts en voie de cytolyse. Ce simple fait suffit à infirmer l'opinion de BOBRETZKY et de quelques auteurs plus récents, qui comparent les limites de ces territoires à des limites cellulaires et voient à l'intérieur de l'œuf un assemblage de grosses cellules vitellines contiguës. Il est évident que la substance des balles vitellines est tout entière extérieure par rapport aux vitellophages, qui sont des éléments amiboïdes libres, capables seulement de délimiter autour d'eux, dans certaines conditions, des zones d'influence plus ou moins nettement circonscrites.

Les vitellophages ne s'écartent que lentement de l'aire blastoporique, au-dessous de laquelle on les trouve tous groupés tout d'abord, et ce n'est que d'une façon très graduelle qu'ils arrivent à se répandre dans toute la masse du deutoplasme. Nous verrons que ces éléments trophiques, comme l'avait déjà bien reconnu BOBRETZKY, servent à édifier plus tard la paroi épithéliale et glandulaire de l'intestin moyen.

*
* *

Il est incontestable que les cellules endovitellines secondaires sont de nature endodermique. Mais représentent-elles tout l'endoderme, et ne peut-on, en particulier, considérer les cellules endovitellines primaires comme appartenant elles aussi à ce tissu primordial? Les deux sortes d'éléments ne sont-elles pas mélangées dans le vitellus et ne prennent-elles également part à la constitution du mésentéron?

Or il semble bien que les premières cellules vitellines disparaissent peu à peu au moment de l'invasion des véritables vitellophages. D'après les figures de HERRICK (*in* BROOKS and H., 1892) relatives à l'embryogénie des Alphéidés, les deux catégories d'éléments paraissent coexister dans l'œuf, pendant que

l'ébauche embryonnaire s'organise à la surface, en avant du blastopore. On remarque en effet dans le vitellus, à l'opposé de l'embryon, quelques énergides qui se distinguent par leur taille relativement considérable et représentent probablement des cellules endovitellines primaires; il doit en être de même de celles que l'on voit se diviser par caryocinèse, dans une situation excentrique, sur les fig. 75 et 89 des planches XXXV et XXXVI. Ces éléments ne semblent persister que pendant un temps assez court, et ils ont disparu avant que l'embryon nauplien ne soit bien individualisé.

Mais ne peut-on supposer que les premières cellules endovitellines, au lieu de disparaître, ont perdu peu à peu leurs caractères primitifs et sont devenues identiques, morphologiquement et physiologiquement, aux cellules endovitellines secondaires, dont il serait dès lors impossible de les distinguer? Les faits observés chez *Leander* sont peu favorables à cette hypothèse. En effet, c'est peu après leur première apparition, dans la *morula* âgée, que les cellules endovitellines primaires existent en assez grande quantité dans l'œuf; plus tard leur nombre diminue d'une façon très nette, bien qu'il s'en produise de nouvelles aux dépens du bourgeon intravitellin. Enfin, dans la plupart des cas, elles ont à peu près complètement disparu quand ce bourgeon s'est rétracté et que les premiers vitellophages se montrent au-dessous de l'aire blastoporique; ce n'est que d'une façon exceptionnelle que quelques-unes persistent jusqu'au moment de la formation de la fente archentérique; on les trouve d'ailleurs dans ce cas, avec leurs caractères typiques, en dehors du domaine occupé par les nouveaux venus (pl. III, fig. 23 a, m). La conclusion semble s'imposer que les cellules endovitellines primaires n'ont qu'une existence transitoire, qu'elles dégèrent et disparaissent sans laisser de traces. J'avoue n'avoir cependant pas saisi sur le fait cette dégénérescence; mais si l'on considère que le vitellus ne renferme jamais qu'une quantité assez faible de ces éléments, ce n'est qu'en étudiant un beaucoup plus grand nombre d'œufs, fixés aux stades propices, que le processus aurait quelque chance d'être observé.

D'autre part, même s'ils jouent dans une certaine mesure un faible rôle trophique, ces éléments ne subissent pas, durant leur courte existence, de différenciation bien marquée dans un

sens précis et ne sont nullement comparables aux véritables vitellophages. On ne peut les qualifier d'endodermiques, et l'on doit bien plutôt les considérer comme formant dans leur ensemble une sorte de tissu mésenchymateux intravitellin, extrêmement diffus, qui vient occuper très tôt la masse interne de l'œuf et ne joue aucun rôle dans l'embryogénèse.

HERRICK (*in* BROOKS and II., 1892) répartit les éléments endovitellins mobiles en trois catégories, qui diffèrent par leur origine ; il distingue : 1° ceux qui émigrent de la périphérie, par prolifération diffuse, avant que le blastoderme ne soit formé ; 2° ceux qui pénètrent dans le vitellus à partir du fond du blastopore ; 3° ceux qui se détachent de la *plaque ventrale*, c'est-à-dire de l'extrémité postérieure de l'ébauche embryonnaire, après que toute trace du blastopore a disparu. Il serait impossible de distinguer ultérieurement les uns des autres ces trois sortes d'éléments et de savoir quelle est leur destinée respective.

Il est difficile de dire si les deux premières subdivisions sont rigoureusement superposables à celles que nous avons reconnues chez *Leander*. L'auteur semble considérer que la production des cellules migratrices internes à partir d'un point déterminé débute seulement après que le blastoderme s'est entièrement constitué et que le blastopore s'est formé ; mais rien n'est moins certain, et il est fort possible que, chez les Alphéidés comme chez les Palémoninés, des cellules endovitellines primaires soient engendrées à un certain moment par une aire blastoporique primitive, différenciée avant la fin de la segmentation.

Quant à la distinction établie entre les deux dernières catégories, elle est assez artificielle et n'a pas grande raison d'être. Chez *Leander* également, la surface interne de l'aire blastoporique continue durant quelque temps à produire des vitellophages ; cette production est seulement très ralentie, et cesse bientôt d'une façon définitive. Un certain nombre d'éléments profonds se détachent encore, à vrai dire, du massif cellulaire blastoporique, mais tous entrent immédiatement en dégénérescence, sitôt qu'ils ont perdu contact avec les tissus périphériques et se trouvent isolés dans l'épaisseur du deutoplasme ; cette phase est bien indiquée dans la fig. 25, pl. IV.

*
* *

L'émission des vitellophages est à tous moments moins active dans la portion antérieure de l'aire blastoporique, celle qui s'étend en avant du blastopore, entre les lames méséctoblastiques droite et gauche. D'autre part elle y cesse d'une façon plus précoce ; les tissus profonds, au lieu de bourgeonner vers l'intérieur des éléments amiboïdes, commencent à se dissocier au contact du vitellus, et les phénomènes de dégénérescence cellulaire y atteignent une particulière intensité.

A ce niveau, comme au niveau du blastopore, des cellules continuent à passer de la surface dans la profondeur, soit qu'elles s'y enfoncent d'emblée, soit que, à la suite d'une mitose à fuseau orienté dans une direction plus ou moins radiaire, l'un des éléments formés devienne interne tandis que l'autre demeure superficiel (pl. IV, fig. 24 *b* et *c*) ; la plupart de ces cellules subissent aussitôt le même sort que les éléments profonds préexistants et deviennent le siège des mêmes phénomènes de désintégration. Le cytoplasme se désagrège et les produits de la cytolyse diffusent dans le vitellus. Le noyau devient parfois vésiculeux et peut même se gonfler dans de notables proportions, tandis que la chromatine se dissocie en un grand nombre de petits granules : il y a *caryorhexis*. D'autres fois au contraire on observe des phénomènes de *pycnose* ; la chromatine se condense en un petit nombre de masses irrégulières, ou même en une seule grosse masse centrale plus ou moins sphérique, très basophile, qui apparaît comme auréolée d'une zone hyaline de suc nucléaire. La membrane nucléaire semble se résorber peu à peu, ou dans d'autres cas se déchirer partiellement ; le résultat est la libération et la dispersion dans le vitellus, soit d'une nuée de petites granulations basophiles, soit de quelques particules chromatiques plus grosses. Ces dernières deviennent de moins en moins colorables et bientôt ne se distinguent plus des substances deutoplasmiques qui les entourent. Ces processus peuvent d'ailleurs affecter les modalités et les aspects les plus divers.

S'il se trouve des vitellophages à proximité, ils sont attirés par les produits de la cytolyse qui diffusent dans le vitellus ;

ils digèrent les éléments en voie de dégénérescence et activent leur disparition. On voit fréquemment sur les coupes de tels vitellophages accolés à des noyaux qui se trouvent à des stades divers de régression et qu'ils enveloppent de leurs pseudopodes (pl. IV, fig. 24 c).

3. — Le disque germinatif et l'origine du mésoderme.

Les indications données par les auteurs sur l'origine du mésoderme chez les Crustacés décapodes sont, dans l'ensemble, fort vagues et imprécises. On considère en général que ce feuillet prend naissance sur le bord antérieur du blastopore, ou bien aux dépens des parties antérieure et latérales de la masse cellulaire qui a pénétré en profondeur au moment de la gastrulation. Cependant WELDON (1892) a reconnu, chez le *Cran-gon*, qu'il se formait du mésoderme au-dessous et aux dépens des deux *plaques ventrales*, qu'il qualifie encore de *plaques neuro-musculaires*, et qui correspondent exactement à ce que nous avons appelé les *lames mésectoblastiques*; il attribue même une telle origine à la totalité du mésoderme, qui naîtrait donc indépendamment de l'invagination blastoporique, celle-ci fournissant exclusivement l'endoderme.

Nous avons vu que les deux lames mésectoblastiques sont formées par un certain nombre des éléments migrants du blastoderme, qui viennent se grouper à la surface de l'œuf de part et d'autre, et au contact même, de l'aire blastoporique; mais, contrairement à cette dernière, elles comprennent simplement, au début du moins, une assise unique de cellules superficielles (fig. X, 2 et 3, p. 77); on peut les considérer comme formant la portion basilaire, particulièrement dense, de chacune des deux bandelettes de l'ébauche embryonnaire, qui divergent à la façon des deux branches d'un V à partir du blastopore. A vrai dire, l'individualité de chacune de ces deux lames n'est jamais bien nettement marquée, puisque dès l'origine elles sont unies à l'aire blastoporique, à laquelle elles forment deux expansions latérales. Sur un œuf examiné simplement *in toto* après coloration à l'hémalum, il est en général impossible de discerner ces différents territoires, et l'ensemble constitué par l'aire blastoporique médiane et les deux lames

cellulaires latérales de nouvelle formation se présente en surface comme une vaste plage d'aspect assez homogène, parsemée de noyaux nombreux et serrés, et plus ou moins allongée dans le sens transversal, perpendiculairement à l'axe de symétrie de l'embryon (fig. X 1, XII A, p. 98 et pl. I, fig. 4 a) : c'est le *disque germinatif* (*D. g.*). Tout au plus subsiste-t-il parfois une trace de l'extrémité antérieure de l'aire blastoporique, sous la forme d'une saillie médiane, qui dépasse le bord antérieur de ce disque et s'engage, sur une courte distance, dans l'intervalle qui sépare les deux bandelettes embryonnaires (cette saillie est très visible dans l'embryon prénauplien de la fig. 5 a, pl. I); cela doit se produire dans les cas où le blastopore primitif était particulièrement allongé dans le sens antéro-postérieur.

Lorsque le blastopore a disparu, dans l'aire embryonnaire tout entière se manifeste une active prolifération des tissus. Dans les deux bandelettes antérieures, elle fait apparaître les différents groupements cellulaires qui correspondent aux premières ébauches des organes naupliens. En arrière, dans le disque germinatif, elle a surtout pour résultat de faire passer un plus ou moins grand nombre des éléments superficiels au-dessous de la surface. Le phénomène ne se produit plus seulement dans la zone médiane, blastoporique, mais s'étend aux parties latérales; on peut l'observer aisément en portant directement sous le microscope une ébauche embryonnaire détachée du vitellus. On voit que la multiplication des éléments a été si intense qu'en beaucoup de points les noyaux eux-mêmes semblent se comprimer mutuellement; çà et là des cellules s'enfoncent, soit isolément, soit par groupes, et viennent se disposer au-dessous de celles qui demeurent superficielles; ce qui fait apparaître autant de petits pertuis temporaires à la surface essentiellement changeante et constamment remaniée du disque germinatif (pl. II, fig. 8).

Quel est le sort des nouveaux éléments internes ainsi produits? Ceux qui proviennent des deux lames latérales s'étalent au-dessous d'elles en une assise cellulaire d'abord assez lâche, qui vient doubler l'assise superficielle auparavant seule existante : c'est la première apparition du *mésoderme*, qui se forme donc bien à ce niveau indépendamment de l'aire blas-

toporique. Le nouveau feuillet, renouvelé au fur et à mesure par l'apport de nouveaux éléments, s'étend en avant du disque germinatif et progresse peu à peu au-dessous des bandelettes embryonnaires, qui étaient purement ectodermiques à l'origine ; on le voit apparaître dans les coupes longitudinales voisines du plan de symétrie lorsque les deux bandelettes se rapprochent sur la ligne médiane (pl. IV, fig. 25). Ça et là quelques éléments perdent contact avec le revêtement cellulaire superficiel et s'égarent à une faible distance dans le vitellus ; ceux là sont presque immédiatement frappés de dégénérescence (les fig. 25, 26, 27, 28 *b* montrent de tels éléments mésodermiques en voie de désintégration au-dessous de l'aire embryonnaire).

La production d'éléments internes par les deux ailes du disque germinatif ne semble durer qu'un temps relativement court ; bientôt leur surface se régularise et les cellules demeurées superficielles forment un revêtement ectodermique continu et définitif qui recouvre le mésoderme sous-jacent. Les deux lames accolées à droite et à gauche de l'aire blastoporique fournissent donc à la fois du mésoderme et de l'ectoderme ; elles méritent bien le qualificatif de *méssectoblastiques* que nous leur avons attribué.

NUSBAUM (1887), dans son mémoire sur l'embryologie de *Mysis chameleo* (c'est *Macromysis flexuosa* [Müller]), considère que le mésoderme provient de la pénétration en profondeur d'éléments ectodermiques superficiels situés en avant de l'aire blastoporique ; mais, d'après lui, le phénomène se produirait sur toute la longueur des deux bandelettes embryonnaires. Chez *Leander*, on voit qu'un certain nombre de cellules, au niveau des différents appendices naupliens qui commencent à s'ébaucher, abandonnent la surface et paraissent être poussées dans le vitellus ; mais elles dégènèrent aussitôt qu'elles se trouvent isolées au dessous de la lame ectodermique superficielle. Le phénomène atteint une particulière intensité tout en avant des bandelettes, au-dessous des ébauches ophthalmiques, où l'ectoderme recouvre parfois un véritable nuage de débris chromatiques.

Pendant que ces débris achèvent de disparaître, ils sont peu à peu remplacés par les véritables éléments mésodermiques, qui ont progressé de l'arrière vers l'avant et sont venus doubler

l'ectoderme sur sa face profonde. Un peu plus tard, on voit encore, du côté interne des bandelettes, des cellules superficielles pénétrer en profondeur et venir se loger au-dessous de leurs congénères ; mais cette fois le phénomène est en relation avec la différenciation du système nerveux. Tout le mésoderme de la région antérieure du corps semble bien provenir de deux courants cellulaires dirigés vers l'avant et issus des parties latérales du disque germinatif. Par suite, tous les éléments blastodermiques qui sont venus se rassembler au niveau des deux bandelettes embryonnaires et n'ont pas servi à la formation du disque germinatif représentent uniquement de l'ectoderme.

Quant aux éléments que l'on voit s'enfouir et disparaître en profondeur sur l'emplacement même de l'ancien blastopore, ils viennent se fusionner dans le petit massif cellulaire compact qui a persisté à ce niveau, en s'enfonçant à une certaine distance dans le vitellus, après que le bourgeonnement des vitelophages a pris fin (pl. IV, fig. 25, B. bl.). Quand on examine par transparence une ébauche embryonnaire détachée du vitellus, on constate que ce massif, auquel nous donnerons le nom de *bouchon blastoporique*, est en continuité parfaite avec le mésoderme qui s'est formé sur la face profonde des lames méséctoblastiques. De ses bords antéro-latéraux des cellules semblent même se détacher, qui émigrent suivant deux directions divergentes, leur noyau pouvant prendre momentanément une forme oblongue allongée suivant le sens même du mouvement (fig. XI, à droite) ; elles viennent se fondre dans les deux lames mésodermiques latérales du disque germinatif. Comme celles-ci paraissent formées d'un tissu de plus en plus dense, malgré que tout apport ait cessé de la couche ectodermique superficielle qui les recouvre, et que l'on y voie peu de divisions cellulaires, il est peu douteux que le bouchon blastoporique ne leur cède un certain nombre de ses éléments. Sans empiéter sur la description des stades ultérieurs, nous ajouterons quelques indications sur la destinée de ses différentes parties : c'est sur son bord antérieur que se différencient les mésotéloblastes qui fourniront par leur bourgeonnement le mésoderme de la partie postérieure du corps ; ceux de ses éléments qui affleurent en dernier lieu à la surface donneront le mésoderme

du telson. Quant à sa partie profonde, j'ai reconnu qu'elle contribue à édifier un court segment de l'intestin moyen. Nous discuterons plus tard la question de savoir quelle est la valeur réelle de ce tissu ; disons pourtant dès à présent que nous considérons le bouchon blastoporique comme formé tout entier par du mésoderme à partir du moment où sa partie profonde cesse d'émettre des vitellophages ; ces derniers représentent à eux seuls tout l'endoderme ⁽¹⁾.

Nous devons donc reconnaître au mésoderme deux origines différentes : une partie provient des éléments qui subsistent sur l'emplacement du blastopore après la différenciation de l'endoderme ; une autre se forme aux dépens d'éléments superficiels, situés à droite et à gauche et un peu en avant du blastopore ⁽²⁾ :

*
* *

Contrairement aux parties latérales et postérieure, la région antérieure du disque germinatif, celle qui s'étend entre les deux lames méséctoblastiques et en avant du bouchon blastoporique, ne prend aucune part à la formation du mésoderme. Nous savons que cette région, qui représente la partie antérieure de l'aire blastoporique primitive, contribue à un moment donné à fournir des vitellophages, après quoi toute sa partie profonde se désagrège. Il ne reste qu'une assise de grosses cellules superficielles recouvrant quelques amas de granulations basophiles ou quelques mottes chromatiques à un stade plus ou moins avancé de régression (fig. XI, et pl. IV, fig. 25) ; cette assise superficielle est en continuité parfaite avec l'ectoderme qui s'étend au-dessus des lames mésodermiques latérales. Il s'est donc constitué une large bande de tissu ectodermique définitif, qui englobe la majeure partie de la surface du disque

(1) Il est inutile de faire état de l'opinion de HERRICK, qui considère qu'une partie des vitellophages représente du mésoderme ; ce sont ceux qui se portent, à travers le vitellus, vers la partie antérieure de l'œuf ; ils viendraient secondairement se disposer au-dessous de l'ectoderme. L'observation des faits ne justifie nullement cette manière de voir.

(2) Au stade représenté dans la figure XI, on reconnaît presque toujours assez nettement dans chacune des deux lames mésodermiques latérales du disque germinatif, deux cellules notablement plus grosses (G.), qui sont peut-être des cellules génitales primordiales.

germinatif (pl. II. figure 9 *b*); convexe en avant, elle est concave en arrière, où elle se moule sur le bord antérieur du bouchon blastoporique. C'est à ses dépens que s'édifiera le revêtement épidermique de la plus grande partie du corps.

A ce moment le disque germinatif, détaché de l'œuf et observé par transparence dans un milieu réfringent, montre

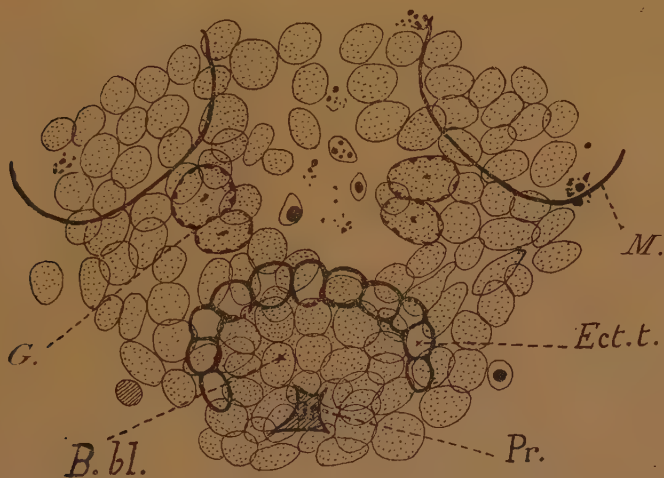


Fig. XI. — *Leander serratus*, partie postérieure du corps d'un embryon nauplien jeune (stade de la fig. 11, pl. II); mise au point sur un plan inférieur à celui de l'assise ectodermique superficielle (on a indiqué en outre la trace des ébauches des mandibules, *M.*, des noyaux des ectotéloblastes, *Ect.t.*, et de la fossette proctodéale, *Pr.*). *B.bl.*, mésoderme du bouchon blastoporique; on voit, plus en avant, les deux lames mésodermiques latérales du disque germinatif; *G.*, (?) cellules génitales primordiales. — (Les noyaux des éléments mésodermiques sont seuls représentés, les limites cellulaires n'étant pas distinctes). G. = 427.

un aspect très particulier, qui révèle immédiatement les différents territoires dont il est composé (fig. XI). On distingue une large bande sombre, en forme d'U, dont les deux branches, dirigées vers l'avant, délimitent une grosse tache claire. Cette dernière correspond à la partie antérieure de l'aire blastoporique, momentanément formée d'une simple couche d'ectoderme. Les deux branches latérales, plus sombres, marquent l'emplacement des lames méséctoblastiques, où il existe deux couches de cellules superposées, l'une ectodermique, l'autre mésoder-

mique. En arrière, elles se fusionnent dans une tache plus foncée, presque entièrement opaque, indiquant une accumulation cellulaire plus épaisse : c'est le bouchon blastoporique (cet aspect du disque germinatif est très net sur l'œuf représenté dans la figure 6, pl. I, où l'ébauche embryonnaire, colorée à l'hémalun, a été en réalité dessinée après avoir été détachée du vitellus et montée dans la glycérine).

4. — Quelques considérations générales sur la différenciation des feuilletts embryonnaires chez les Palémoninés.

De l'ensemble des phénomènes précédemment décrits, l'impression se dégage que la spécialisation des différentes énergides de l'œuf, en tant qu'éléments constitutifs de tel ou tel feuillet embryonnaire, ne se produit qu'à une phase relativement avancée du développement. Pendant toute la durée de la segmentation, elles n'offrent pas de différences histologiques bien appréciables, qui permettent de déterminer à coup sûr quelle sera leur destinée ultérieure ; les différences les plus apparentes ne portent guère que sur la taille, qui s'accroît lorsqu'on passe du pôle animal au pôle végétatif. La segmentation est essentiellement du type « non déterminatif ».

A vrai dire, on peut assurer que les éléments qui entourent le pôle animal, au cours de la segmentation, fourniront de l'ectoderme, soit qu'ils prennent part, après avoir émigré à la surface de l'œuf, à la constitution de l'ébauche embryonnaire, soit qu'ils contribuent à former la paroi de la vésicule vitelline. De même il existe, du côté du pôle végétatif, une aire d'une certaine étendue, dont tous les éléments passeront à l'intérieur de l'œuf pour faire partie du mésenchyme intravitellin. Entre ces deux zones on pourrait délimiter une bande grossièrement annulaire, englobant des éléments qui fourniront surtout de l'endoderme et du mésoderme. Mais ces différents territoires ne sont en aucune façon reconnaissables à la surface de l'œuf ; leurs éléments ne se distinguent pas d'emblée par des caractères spéciaux et bien nets de forme ou de structure, ou par la façon dont ils sont groupés, comme cela se voit par exemple, parmi les Malacostracés, dans les œufs de certains Isopodes, tels

Asellus communis ou *Jaera marina*, étudiés par Mc MURRICH (1895).

Les limites de ces territoires ne sauraient être d'ailleurs que très vagues et imprécises. Remarquons, par exemple, que les cellules qui fourniront les derniers éléments du mésenchyme intravitellin et celles qui donneront les premiers éléments différenciés comme vitellophages se trouvent intimement mélangées, à un moment donné, dans l'aire blastoporique, où aucune différence ne les sépare vers la fin de la segmentation. De même, les éléments qui subsistent dans la partie profonde du bouchon blastoporique lorsqu'elle cesse de produire des vitellophages, et qui deviennent du mésoderme, ne diffèrent en rien de ceux qui, quelques instants auparavant, se sont transformés en éléments endodermiques. Dans les lames mésectoblastiques, du mésoderme prend naissance, aux dépens de cellules qui, çà et là, s'enfoncent dans la profondeur, en des points épars; de cette façon, des cellules situées non loin des bords antérieur ou latéraux du disque germinatif, qui par conséquent occupaient primitivement à la surface de l'œuf une position plus externe, peuvent entrer dans la constitution du mésoderme, tandis que d'autres, de position plus interne et contiguës au blastopore, demeurent superficielles et donnent de l'ectoderme. Des causes tout à fait contingentes font que tel élément reste à la surface et devient ectodermique, tandis que tel autre, cédant sans doute aux pressions latérales qui s'exercent sur lui, s'enfouit peu à peu et devient mésodermique.

On doit admettre cependant que, dès la *morula*, certains éléments sont plus ou moins différenciés déjà au point de vue fonctionnel, par suite des conditions différentes dans lesquelles s'est exercé leur métabolisme, les uns étant devenus plus aptes à assumer des fonctions trophiques, les autres à fournir un tissu de revêtement superficiel capable de recevoir et de transmettre les excitations venues du dehors; ce sont, en gros, ceux qui avoisinent chacun des deux pôles physiologiques. Entre ces deux catégories existent des éléments intermédiaires et plus ou moins indifférents, dont l'évolution pourra se faire dans tel ou tel sens selon les conditions toutes fortuites qu'ils rencontreront à un moment donné, et notamment suivant les positions relatives qu'ils seront amenés à occuper à la surface de l'œuf.

L'aspect sous lequel se présentent les phénomènes de la segmentation et de la formation des feuilletts embryonnaires paraît dépendre essentiellement de causes actuelles; il n'y a pas lieu de faire intervenir, dans leur déterminisme, l'action de forces internes particulières en relation avec l'établissement graduel de la forme et de la structure de l'embryon.

DEUXIÈME PARTIE

L'EMBRYON PRIMAIRE DIFFÉRENCIATION DU CÉPHALON ET DU TELSON LA ZONE GERMINATIVE TÉLOBLASTIQUE

CHAPITRE I

DIFFÉRENCIATION DE LA RÉGION ANTÉRIEURE DU CORPS

1. — Les bandelettes embryonnaires et les organes pairs de l'embryon nauplien.

Nous avons vu comment, après avoir cheminé à la surface de l'œuf (pl. I, fig. 3), une partie des éléments du blastoderme se rassemblent et s'agencent de façon à dessiner peu à peu deux bandelettes divergentes, fusionnées en arrière au niveau du blastopore, et dans lesquelles vont commencer à se manifester les véritables processus morphogènes; elles correspondent aux moitiés droite et gauche de l'embryon. Le reste de l'œuf ne prend tout d'abord aucune part à la différenciation de la forme générale du corps et constitue seulement un volumineux sac vitellin dorsal.

La longueur de chacune des bandelettes embryonnaires, au moment où elles commencent à être bien individualisées, est à peu près égale à la moitié du grand axe de l'œuf. L'angle qu'elles font entre elles est variable, mais d'une façon générale il est d'abord assez ouvert, au point de se rapprocher d'un angle droit (pl. I, fig. 4 a). Leur extrémité proximale, qui s'organise la première (fig. X, 1, p. 77), en connexion avec le blastopore, se montre d'emblée formée d'un tissu cellulaire particuliè-

rement dense ; nous savons que ce tissu correspond, de chaque côté, à l'une des lames méséctoblastiques (*L. m.*, fig. XII). Celles-ci se soudent intimement à l'aire blastoporique, de façon à former avec elle un large *disque germinatif* postérieur ; dès lors, les bandelettes paraissent se détacher du bord antérieur de ce disque, se trouvant séparées l'une de l'autre, dès leur émergence, par un intervalle appréciable.

À l'extrémité opposée, chacune d'elles ne tarde pas à apparaître plus ou moins nettement renflée en un gros lobe distal.

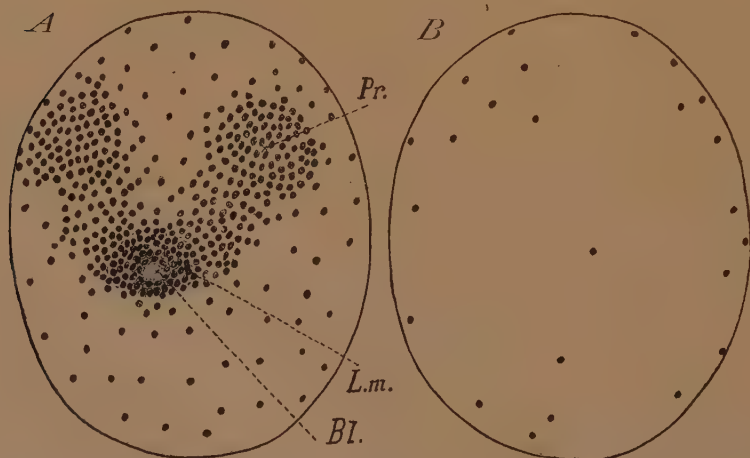


Fig. XII. — *Leander serratus*. A, l'ébauche embryonnaire peu après sa formation (stade un peu plus avancé que celui de la figure X) ; *Pr.*, lobe prostomial gauche ; *L. m.*, lame méséctoblastique gauche ; *Bl.*, blastopore. — B, le même œuf vu du côté opposé à l'aire embryonnaire. — G. = 94.

Ces deux lobes, disposés symétriquement de part et d'autre de la ligne médiane, marquent les moitiés droite et gauche de la région prostomiale du corps ; nous les désignerons sous le nom de *lobes prostomiaux*. Chez *L. squilla* ils ne sont généralement indiqués que d'une façon assez vague, correspondant seulement à un élargissement graduel de chacune des deux bandelettes à son extrémité antérieure (pl. I, fig. 4 a). Ils sont mieux marqués chez *L. serratus*, et l'ectoderme forme à leur niveau un tissu plus dense que dans la partie des bandelettes qui s'étend plus en arrière et les rattache au disque germinatif (fig. XII A, *Pr.*). Ils sont encore bien plus nettement individualisés dans un

certain nombre d'autres Décapodes, par exemple chez l'Écrevisse, chez *Xiphocaridina compressa*, *Eupagurus Prideauxi*, *Carcinus mœnas*, etc., où on a l'impression qu'ils sont presque complètement isolés au début ; dans ces formes en effet, l'ébauche embryonnaire, à sa première apparition, semble discontinue, les deux lobes prostomiaux (*lobes céphaliques* des auteurs) se montrant à la surface de l'œuf comme deux taches arrondies, qui ne se relient qu'un peu plus tard au disque germinatif, par deux tractus cellulaires d'abord peu discernables et formés d'un tissu ectodermique à peine plus dense que celui qui revêt tout le sac vitellin.

Lorsqu'on examine l'aire embryonnaire au microscope, on est presque toujours frappé, à première vue, par le fait que les noyaux ne sont pas dispersés sans ordre dans toute l'étendue des bandelettes ; ils montrent une tendance plus ou moins marquée à s'ordonner en un certain nombre de rangées régulières, transversales ou longitudinales, diversement incurvées (pl. I, fig. 4 a). Cet arrangement particulier des noyaux est très net chez certains individus, et il est généralement bien plus accusé dans les lobes prostomiaux, où les éléments tendent parfois à se disposer en une série de cercles concentriques (fig. XII A, à droite).

Tandis que le mésoderme s'étend progressivement, d'arrière en avant, au-dessous des deux bandelettes embryonnaires, le long de celles-ci se dessinent peu à peu des contractions qui tendent à les scinder en quatre articles successifs disposés bout à bout. Aux dépens de chacun des lobes prostomiaux s'organisent deux amas cellulaires, qui restent d'ailleurs très largement accolés ; l'antérieur, le plus gros, correspond à l'ébauche de l'*œil composé*, le suivant à l'ébauche de l'*antenne I*. En même temps se différencie à l'extrémité opposée, en contact avec le bord antérieur du disque germinatif, une ébauche circulaire, de taille notablement plus réduite, mais dont les contours sont plus nettement accusés : c'est la première indication de la *mandibule*. Entre l'antenne I et la mandibule, la portion restante de la bandelette embryonnaire primitive représente l'ébauche de l'*antenne II* ; mais celle-ci n'est pas aussi nettement individualisée, et ses contours sont imprécis ; elle semble toujours présenter un léger retard par rapport aux trois autres organes pairs

de l'embryon nauplien (A_2 , pl. I, fig. 5 a, et pl. II, fig. 9 a). Cela ressort également des figures données par un certain nombre d'auteurs et relatives à d'autres Décapodes ; il en est ainsi par exemple chez les Alphéidés d'après HERRICK (Brooks and H., 1892, pl. XXXIV, fig. 72), chez l'Écrevisse d'après REICHENBACH (1886, pl. II, fig. 7, et pl. III, fig. 8), chez *Dromia vulgaris* d'après CANO (1893 a, pl. I, fig. 19), etc. Ce retard dans la différenciation des antennes II est probablement un fait général dans tout le groupe des Décapodes.

D'après KINGSLEY (1887), les ébauches des antennes I s'organisent, chez le *Crangon*, aux dépens de toute la portion des bandelettes embryonnaires qui relie les lobes optiques au disque germinatif (qu'il appelle, à tort comme nous le verrons, *aire thoraco-abdominale*) ; elles sont donc, à l'origine, contiguës à ce disque. Par la suite, elles s'en écartent progressivement, parce que, entre les parties déjà formées, viennent s'intercaler de nouvelles ébauches, qui se disposent en arrière des antennes I : ce sont d'abord les rudiments des antennes II, et enfin, un peu plus tard, ceux des mandibules ; tout se passe donc comme si ces deux dernières paires d'appendices étaient successivement bourgeonnées par le bord antérieur du disque germinatif. Les assertions de KINGSLEY, dont le travail est dans l'ensemble très sujet à caution, sont tout à fait inexactes. Les figures de WELDON (1892, notamment pl. XX, fig. 7) montrent bien que les choses se passent chez le *Crangon* comme chez les autres *Caridea*, et que les divers appendices naupliens se différencient d'emblée, sur place, aux dépens de parties préexistantes des bandelettes embryonnaires, les ébauches des antennes II s'organisant en dernier lieu.

ROULE, de son côté, émet des vues très spéciales sur la première différenciation de l'embryon. On sait que cet auteur (1896) a décrit l'œuf de *L. serratus* comme portant au début de son développement une petite cicatrice superficielle où tout le protoplasme est exclusivement concentré, le reste ne formant qu'une volumineuse masse de vitellus inerte. Par son aspect et ses dimensions, cette cicatrice correspond certainement à notre disque germinatif ; tous les processus si complexes qui précèdent sa formation ont échappé à l'auteur. En outre, non seulement il n'a pas discerné les cellules ectodermiques

qui recouvrent le vitellus, en dehors de l'espace occupé par l'aire embryonnaire, mais il n'a pas vu les deux bandelettes qui s'étendent en avant de sa cicatricule et aux dépens desquelles s'édifie toute la partie antérieure du corps, celle qui porte les yeux et les trois paires d'appendices naupliens. Aussi, dans sa description et ses figures, assiste-t-on à la transformation de la cicatricule elle-même en un embryon nauplien, par une série graduée de termes intermédiaires. Pour les établir, l'auteur se laisse guider (comme l'avait déjà fait KINGSLEY) par le schéma classique de la formation successive des différentes paires d'appendices, apparaissant typiquement, chez les animaux à corps segmenté, suivant un ordre régulier, d'avant en arrière; aussi fait-il apparaître, après les ébauches oculaires, celles des antennes I, puis celles des antennes II, et enfin celles des mandibules, chacune de ces ébauches se manifestant tout d'abord sous l'aspect d'un petit lobe latéral qui se façonne sur les bords de la cicatricule. Or cette cicatricule ne représente en réalité que l'extrémité postérieure du corps de l'embryon, dépourvue de toute trace d'appendices tant que n'est pas franchie la phase nauplienne.

Peu à peu les bandelettes deviennent moins divergentes, de sorte que l'ensemble de l'ébauche prend la forme d'un U (pl. II, fig. 9 a); puis chacune d'elles s'incurve, en dessinant une courbe à convexité externe (pl. I, fig. 6), jusqu'à ce que les extrémités antérieures arrivent à se rejoindre sur la ligne médiane, au niveau des ébauches ophthalmiques. Cette union est parfois réalisée, tout au début de la formation de l'ébauche embryonnaire, alors que les deux bandelettes s'écartent comme les branches d'un V, par une sorte de pont cellulaire, plus ou moins distinct, qui s'étend transversalement de l'une des extrémités antérieures à l'autre; le cas se présente assez fréquemment chez *L. serratus*, où ce tractus cellulaire semble d'ailleurs n'avoir qu'une existence transitoire et se dissocier assez rapidement. Il paraît exister normalement chez *Eupagurus Pri-deauxi* et chez *Carcinus mœnas*, d'après les dessins de P. MAYER (1877) et de CANO (1892); il se montre d'ailleurs formé d'un tissu moins dense que celui qui constitue les bandelettes proprement dites.

Qu'un tel pont cellulaire préexiste ou non, ce ne sont pas en

réalité les ébauches ophthalmiques elles-mêmes qui entrent directement en contact sur la ligne médiane ; l'union s'établit par les cellules de la paroi du sac vitellin qui se trouvent resserrées et comprimées entre ces ébauches, et qui s'agglomèrent en un petit amas de tissu compact ; au stade représenté dans la fig. 6, pl. I, celui-ci est comme écrasé entre les deux mâchoires d'un étau et s'allonge en avant en une petite saillie médiane plus ou moins marquée suivant les individus. Désormais refermée sur elle-même dans sa partie antérieure, l'ébauche de l'embryon enveloppe encore un espace médian allongé d'avant en arrière, qui apparaît comme une tache claire dans les préparations examinées par transparence ; ce n'est en somme qu'une portion de la paroi du sac vitellin, qui s'est trouvée englobée dans l'aire embryonnaire ; ses cellules ne tardent d'ailleurs pas à se multiplier, tandis que du mésoderme l'envahit sur sa face profonde ; elle devient alors partie intégrante du corps de l'embryon, dont elle contribue à former la paroi sternale.

A ce moment toute la partie de l'aire embryonnaire située en avant du disque germinatif, celle qui porte les appendices naupliens, a encore une forme générale oblongue, allongée dans le sens antéro-postérieur ; les rudiments des appendices sont tous bien individualisés et limités par des contours bien nets. Puis, cette région antérieure subit une rétraction d'ensemble ; elle devient peu à peu plus large que longue, comme si on la comprimait d'avant en arrière ; les appendices s'écartent de la ligne médiane, et les deux paires d'antennes se trouvent portées notablement plus en dehors que les lobes ophthalmiques et les mandibules ; la forme générale tend à se rapprocher de celle d'une ellipse à grand axe transversal (pl. I, fig. 7, et pl. II, fig. 11 a). En réalité, la condensation de l'ébauche prénauplienne a commencé bien antérieurement ; elle est seulement plus accentuée et se manifeste avec plus d'évidence à ce moment. Elle paraît se produire d'une façon continue dès la première indication des bandelettes embryonnaires ; en tous cas, lobes ophthalmiques et appendices prennent naissance en des points qui ne correspondent pas aux positions respectives qui leur seront assignées plus tard, dans l'embryon nauplien achevé. L'ébauche est à l'origine plus étalée, plus diffuse, et recouvre une plus vaste étendue de l'œuf.

Cette condensation paraît être un phénomène absolument général chez les Décapodes, et même elle est relativement moins marquée qu'ailleurs chez les Palémoninés. Le fait s'explique si l'on ne perd pas de vue le procédé très spécial par lequel s'organise chez eux l'ébauche embryonnaire, qui prend naissance à la suite d'une migration active des éléments blastodermiques à la surface de l'œuf; elle est dès son apparition plus condensée et couvre d'emblée un territoire plus restreint.

L'*embryon nauplien* est alors constitué. Il est délimité par des contours bien accusés, et les rudiments des appendices deviennent de plus en plus épais, se surélèvent, et commencent à faire saillie à la surface. Sur le bord interne des lobes ophthalmiques et de chacun des appendices naupliens, des épaisissements ectodermiques se dessinent de plus en plus nettement, qui représentent les ébauches des ganglions nerveux correspondants (pl. I, fig. 7, et pl. II, fig. 11 a).

Deux constrictions transversales apparaissent, difficilement discernables chez certains individus, fort bien marquées dans d'autres mêmes fig., qui mettent en évidence les premiers segments du corps de l'embryon. Le premier sillon délimite une large zone antérieure, qui englobe les ébauches des yeux et des antennes I. Ce n'est pas un véritable segment, c'est la région primitivement préorale du corps, qui correspond au *prostomium* des Annélides (fig. 7, *Pr.*); les deux paires d'épaissements latéraux sont des organes sensoriels de ce *prostomium* ou *acron*, et il n'y a aucune raison bien valable pour homologuer les antennes I, comme le font presque tous les auteurs, avec les véritables appendices segmentaires. Remarquons seulement que, de chaque côté, ébauche ophthalmique et ébauche de l'antenne I sont encore largement accolées, et apparaissent bien comme des subdivisions d'un même lobe prostomial primitif. Il en est de même des ébauches nerveuses correspondantes; chacune des masses ganglionnaires latérales se montre à peine subdivisée, par un léger étranglement, en deux masses secondaires, les plus antérieures correspondant au *protocérébron*, les suivantes au *deutocérébron*; ce sont là les éléments du cerveau primitif, qui conserve cette simplicité de constitution jusqu'à l'état adulte chez les Crustacés actuels les plus archaïques, ceux de l'ordre des *Branchiopoda*.

En arrière du prostomium, entre le premier et le deuxième sillon transversal, s'étend une bande qui porte latéralement les ébauches des antennes II ; celles-ci se montrent déjà vaguement bilobées : c'est la première indication de leur subdivision en deux branches terminales, l'endopodite et l'exopodite. Entre le deuxième sillon et le bord antérieur du disque germinatifs'étend une autre bande transversale, à laquelle appartiennent les ébauches des mandibules. Ces deux bandes représentent de véritables segments ; ce sont les deux premiers (fig. 7. I et II) de la longue série linéaire des dix-huit segments que nous verrons s'intercaler entre l'acron et le telson. Dans chacun d'eux existe une paire de renflements ganglionnaires bien individualisés. C'est dans le premier, celui des antennes II, que se produit l'invagination stomodéale ; il mérite donc le nom de *segment buccal* ; les ganglions correspondants, situés de part et d'autre du stomodéum, représentent le *tritocérébron*, et entrерont plus tard dans la constitution du cerveau, en se fusionnant avec la masse nerveuse prostomiale.

2. — Le stomodéum.

D'après KINGSLEY (1887), le stomodéum se formerait, chez le *Crangon*, en un point situé bien plus en avant ; il apparaîtrait, en effet, au niveau du bord antérieur des antennes I. C'est là une très grosse erreur, qui s'explique par la façon inexacte dont l'auteur a interprété les différents lobes de l'ébauche nauplienne. Il est facile de se rendre compte que la figure 13, pl. II, de son mémoire représente un embryon nauplien typique, bien que, d'après lui, les mandibules n'existent pas encore à ce stade ; ses « lobes optiques » correspondent en réalité à nos lobes prostomiaux, qu'il n'a pas vu subdivisés en deux ébauches largement contiguës, celle des yeux et celle des antennes I ; les deux paires de lobes suivants qu'il considère comme étant les deux paires d'antennes, représentent respectivement les antennes II et les mandibules. Il n'y a donc plus lieu de faire état des assertions de KINGSLEY relatives à la position première de la bouche, où de nombreux auteurs (Voir : KORSCHULT und HEIDER, 1893, p. 366) trouvaient un argument en faveur de la théorie, certainement erronée à mon sens, qui considère que les antennes I,

avec les ganglions du deutocérébron, appartiennent au segment buccal et passent secondairement en avant de la bouche.

D'après ROULE (1896), le stomodéum ne se développe qu'à une phase relativement avancée de l'embryogénie, à un moment où il existe déjà de nombreuses paires d'appendices ; sa formation serait postérieure à celle du proctodéum ; dès le début son ouverture serait cachée par l'abdomen, déjà bien développé et replié en avant sur la face ventrale du céphalothorax (pl. IV, fig. 30). Enfin sa genèse serait très particulière ; d'après cet auteur en effet, le stomodéum n'est pas produit par une invagination de l'ectoderme, mais il apparaît comme une fente qui se creuse sur place, à partir de la face ventrale, entre les cellules destinées à l'entourer ; « sa paroi se confond avec les rudiments des centres nerveux environnants », de sorte que « ces derniers et l'intestin antérieur dérivent d'une même ébauche ». Ce n'est qu'un exemple, entre beaucoup d'autres, du mode très particulier suivant lequel se ferait la genèse des organes chez le *Palémon* : différenciation sur place dans une masse syncytiale, qui s'accroît peu à peu, en épaisseur et en surface, en digérant les réserves vitellines.

En réalité ROULE n'a pas vu se former le stomodéum, qui existe déjà dans l'embryon nauplien, par conséquent bien avant que l'œuf ne soit arrivé au stade où il l'a rencontré pour la première fois dans ses coupes. Son emplacement est indiqué, avant même que ne soit achevée la rétraction de l'ébauche pré-nauplienne, par un petit amas circulaire de cellules ectodermiques, qui se groupent sur la ligne médiane, au niveau du bord antérieur des antennes II (pl. IV, fig. 23, St.) ; quelques cellules mésodermiques viennent se disposer au-dessous ; ajoutons que cette ébauche est tout à fait indépendante de celles des ganglions nerveux voisins, dont les contours commencent à se dessiner à droite et à gauche.

Dès que l'embryon nauplien est bien constitué, le stomodéum apparaît nettement, dans le segment des antennes II, sous la forme d'une invagination ectodermique, qui s'enfonce en doigt de gant à l'intérieur de l'œuf (pl. IV, fig. 26 et 27), à travers les cellules mésodermiques éparses, encore peu nombreuses, qui existent à ce niveau : sa paroi épithéliale est dès l'origine, et reste constamment, en continuité parfaite avec le revêtement

ectodermique de la face ventrale du corps. L'invagination débute sous la forme d'une cavité assez largement évasée (fig. 26, St.) et à contours circulaires. Puis, au fur et à mesure que le tube stomodéal s'allonge et pénètre en profondeur (fig. 27), le bord antérieur de l'ouverture s'épaissit (pl. II, fig. 11 a; pl. I, fig. 7; pl. IV, fig. 28 a et b); il se renfle en un organe saillant, massif, qui devient le *labre* ou lèvre supérieure et empiète peu à peu, d'avant en arrière, sur l'orifice buccal; celui-ci se réduit alors à une fente étroite, qui cesse même d'être directement visible du dehors (pl. II, fig. 14; pl. IV, fig. 29 et 30).

Dans les embryons naupliens âgés, le mésoderme se développe et acquiert une assez grande épaisseur dans le segment buccal; le tube stomodéal s'étend à travers toute la masse de ce tissu, et son extrémité profonde, qui se termine en cul-de-sac, est en contact direct avec le vitellus (pl. IV, fig. 28 b).

CHAPITRE II

DIFFÉRENCIATION DE L'EXTRÉMITÉ POSTÉRIEURE DE L'EMBRYON NAUPLIEN

1. — La première ébauche du telson. Apparition du proctodéum.

La partie postérieure de l'aire embryonnaire, toute celle qui s'étend en arrière du segment des mandibules, est constituée par l'ancien disque germinatif. Nous savons que la plus grande partie de sa surface est occupée à présent par une lame ectodermique homogène et continue, dont le bord postérieur, concave, se moule sur le bouchon blastoporique, c'est-à-dire sur le massif cellulaire mésodermique qui a persisté sur l'emplacement du blastopore. Ses bords latéraux ne sont que vaguement tracés et ne correspondent pas à une ligne de démarcation bien nette, l'ectoderme embryonnaire, formé d'éléments étroitement accolés, passant d'une façon insensible au tissu ectodermique plus lâche qui revêt le sac vitellin. Ses cellules sont remarquables par leur grande taille et leurs gros noyaux vésiculeux ; ceux-ci contrastent fortement avec les deux îlots de noyaux beaucoup plus petits, qu'on trouve immédiatement en avant, et qui correspondent aux ébauches des mandibules (pl. II, fig. 9 a et b et fig. 10) ; ils manifestent très tôt une tendance à se disposer en files assez régulières, à la fois dans le sens longitudinal et dans le sens transversal.

A la suite d'un certain nombre de divisions, il se différencie peu à peu sur le bord postérieur de cette lame ectodermique une rangée transversale de cellules notablement plus petites ; elles dessinent un arc de cercle à grand rayon de courbure, dont la concavité, tournée vers l'arrière, embrasse la partie antérieure du bouchon blastoporique (fig. 9a, t.). On serait volontiers

tenté, de prime abord, d'y voir une rangée de téloblastes ectodermiques, comparable par exemple à celle qui apparaît à un stade précocé chez *Asellus communis* ⁽¹⁾, en avant de la zone où achèvent de pénétrer en profondeur les tissus mésendodermiques, et dont les cloisonnements fournissent l'ectoderme de tous les segments postmandibulaires. Il n'en est rien, et j'ai pu me rendre compte, en étudiant des stades successifs très rapprochés les uns des autres, que ces cellules représentent une partie au moins de l'ectoderme du *telson*, c'est-à-dire de l'*aire anale* primitive : c'est le début de la différenciation de la partie terminale du corps, de celle qui s'oppose à l'acron ou prostomium, dont elle sera séparée plus tard par l'ensemble des segments.

Il est remarquable de voir la première ébauche du telson apparaître sous la forme d'une simple rangée transversale de cellules, et dans une position non pas terminale, mais subterminale. Il semble que cette ébauche soit gênée dans son développement par la présence du petit massif de mésoderme qui forme le bouchon blastoporique et affleure encore à la surface de l'œuf tout à l'arrière de l'embryon, c'est-à-dire dans une situation qui est normalement celle de l'aire anale ; elle est tout d'abord obligée de s'appliquer contre ce massif, en s'étalant le long de son bord antérieur. Puis, les cellules de l'ébauche prennent une forme oblongue et le noyau lui-même s'allonge dans le sens antéro-postérieur (pl. II, fig. 9 b) ; elles commencent à se déplacer vers l'arrière et le croissant qu'elles dessinent se disjoint peu à peu ; enfin, débordant par dessus le mésoderme, elles l'envahissent et se répandent à sa surface (fig. 10). Lorsque leur mouvement est terminé, elles s'accolent étroitement les unes aux autres, perdent leur forme allongée, et les noyaux redeviennent globuleux. Le bouchon blastoporique cesse alors d'être visible et se trouve recouvert par une petite calotte d'ectoderme. Au moment où s'achève la condensation qui transforme l'ébauche pré-nauplien en un véritable embryon nauplien, ce premier rudiment du telson est bien marqué et se distingue aisément de la large bande ectodermique,

(1) Voir les figures de Mc MURRICH (1895), reproduites dans KORSCHULT und HEIDER (1910, p. 353 et 355).

formée de grosses cellules indifférenciées, qui le sépare du segment des mandibules.

Le *proctodéum* apparaît peu après le stomodéum, sous l'aspect d'une petite fossette peu profonde, qui prend naissance sur le bord postérieur de la première ébauche de l'aire anale, par suite du refoulement en profondeur de quelques cellules ectodermiques (pl. II, fig. 11 b et pl. IV, fig. 27). Il se montre donc, lui aussi, d'une façon beaucoup plus précoce que ne l'indique ROULE (1896), qui le fait apparaître à un stade avancé du développement, dans l'axe de l'ébauche abdominale, suivant un processus sur lequel nous aurons à revenir plus loin.

La plupart des auteurs qui ont étudié le développement des Décapodes situent l'ouverture du proctodéum, c'est-à-dire l'orifice anal, immédiatement en avant de l'emplacement du blastopore. Il semble qu'ils ne l'aient pas reconnue dès sa toute première apparition, puisque celle-ci se produit en réalité à un niveau qui correspond à la partie postérieure de l'ancien blastopore; et nous verrons que, dans des stades un peu plus avancés, l'anus se trouve graduellement reporté vers l'avant. Enfin, nous avons déjà signalé la méprise de ISHIKAWA (1885), qui a cru voir une invagination proctodéale dans la première indication de la fente sternale, dont il sera parlé plus loin et qui marque simplement le début de la flexion ventrale du corps de l'embryon.

Si nous considérons que la bouche se forme en avant de l'aire blastoporique, que la cavité du blastopore primitif, d'abord allongée d'avant en arrière, se réduit de façon à ne laisser finalement subsister que sa partie postérieure, que l'anus prend naissance au point où cette cavité persiste en dernier lieu, que des phénomènes du même ordre sont plus ou moins reconnaissables dans la plupart des Crustacés, ceux-ci devraient se ranger, à côté des Échinodermes, des Chordés, etc., parmi les *Deuterostomia* de GROBBEN. Ils devraient être éloignés au contraire des Annélides, dont tous les morphologistes les rapprochent cependant; ces animaux sont en effet des *Protostomia*, où le blastopore se ferme d'arrière en avant, son extrémité antérieure, celle qui reste ouverte le plus longtemps, marquant l'emplacement futur de la bouche. Cela suffirait à rendre bien contestable la valeur des deux groupements imaginés par GROBBEN.

2. — La flexion ventrale du corps ; formation de la papille caudale.

Dans la large bande de tissu embryonnaire indifférencié qui forme la paroi sternale du corps entre la dernière paire d'appendices naupliens et le telson, on remarque de très bonne heure, peu après le moment où le bouchon blastoporique a cessé d'être visible en surface, un sillon transversal, qui dessine un arc de cercle à concavité postérieure (pl. II, fig. 11 a et b) ; à son apparition, il est un peu plus rapproché du bord antérieur de l'aire anale que du bord postérieur du segment mandibulaire. Faiblement indiqué au début, et assez largement ouvert, il s'approfondit de plus en plus et se transforme en une fente étroite, dont le fond ne tarde pas à s'incurver vers l'arrière (pl. IV, fig. 27 et 28) ; nous l'appellerons simplement la *fente sternale*. Le résultat est la formation d'une sorte de languette, qui semble comme entaillée dans la couche corticale de l'œuf, à l'extrémité postérieure de l'embryon, et dont le bord libre est dirigé vers l'avant.

On pourrait croire que cette invagination de la face ventrale du corps est essentiellement le résultat d'une active prolifération cellulaire locale, comme cela se produit pour le stomodéum par exemple. En réalité, elle résulte avant tout d'un plissement de l'aire embryonnaire, et les divisions cellulaires qui s'y produisent sont incapables de subvenir à elles seules à l'allongement de la partie invaginée. Par suite, au fur et à mesure que l'approfondissement se poursuit, de nouvelles tranches, primitivement superficielles, de l'aire embryonnaire, sont entraînées à l'intérieur de la fente, ce qui a pour résultat de raccourcir graduellement l'intervalle qui séparait les mandibules de l'extrémité postérieure du corps. Le bord antérieur du telson, reporté peu à peu vers l'avant, se trouve à un moment donné sur le même niveau que le bord postérieur du somite mandibulaire, la zone sternale intermédiaire ayant tout entière participé à l'invagination et ayant cessé d'être directement visible du dehors (pl. II, fig. 12 et 13).

C'est donc d'une façon extrêmement précoce que se manifeste la flexion ventrale qui caractérise l'embryon des Décapodes ;

chez tous, en effet, cet embryon apparaît replié sur lui-même, à l'intérieur de l'œuf, de telle façon que la partie postérieure du corps s'applique sur la face sternale de la partie antérieure. A la portion réfléchie, et dirigée d'arrière en avant, on donne habituellement, à la suite de REICHENBACH (1886), le nom de *repli thoraco-abdominal*, qui laisse entendre qu'elle donne naissance aux régions thoracique et abdominale; nous verrons qu'en réalité elle comprend aussi à l'origine la face sternale du dernier segment du céphalon. Nous l'appellerons simplement la *papille caudale*, ce terme n'ayant d'autre ambition que de rappeler qu'il s'agit de l'extrémité postérieure, ou caudale, de l'aire embryonnaire, et ne préjugant en rien des parties qui se formeront à ses dépens.

ROULE (1896) donne à la fente sternale le nom de *fente somatique*, pour bien préciser qu'elle n'affecte que la forme générale du corps de l'embryon et qu'elle n'a aucun rapport avec la genèse des feuilletts embryonnaires internes. Il insiste à maintes reprises sur ce point, et considère comme un des résultats importants de ses travaux d'avoir montré que la fente somatique n'est pas une invagination gastrulaire, que les éléments de ses parois n'ont pas du tout les caractères d'éléments endodermiques et ne prennent nullement part à la formation de l'intestin moyen. C'est que, d'après ROULE, tous les auteurs qui ont décrit chez les Décapodes un refoulement superficiel en relation avec la genèse de l'endoderme se sont gravement mépris, en ne se rendant pas compte qu'il s'agissait simplement de la flexion précoce du corps de l'embryon et qu'il n'y avait rien là de comparable à un phénomène de gastrulation (1896 et 1919). Nous savons ce qu'il faut penser de cette opinion (SOLL., 1919 b). Rappelons seulement que, chez *Leander*, toute la série des processus dont l'existence a été niée par Roule a pris fin, et que le blastopore a disparu, au moment où est réalisé le plus jeune des stades observés par cet auteur. Invagination gastrulaire et formation de la fente sternale sont deux épisodes successifs très nettement distincts, et leur séparation est d'une telle évidence qu'il est inutile d'insister davantage sur ce point.

Au fur et à mesure que le refoulement s'accroît, le telson, nous l'avons vu, se trouve peu à peu reporté vers l'avant, ce qui devrait déterminer un raccourcissement de l'ébauche nau-

plienne; il n'en est rien cependant, et la longueur totale de l'aire embryonnaire ne varie pas sensiblement. C'est qu'elle s'accroît en même temps par son extrémité postérieure, en annexant de nouveaux éléments qui étaient demeurés jusque-là en dehors de son territoire propre. Les nouveaux venus contribuaient primitivement à former la paroi du sac vitellin immédiatement en arrière du disque germinatif; ils se multiplient peu à peu et s'incorporent graduellement à l'embryon.

Il importe de bien considérer que l'ébauche nauplienne tout entière, jusqu'au moment où se différencie la papille caudale, représente uniquement la face ventrale du corps. La petite calotte d'ectoderme qui est venue se disposer à la surface du bouchon blastoporique ne représente pas tout l'ectoderme du telson, mais seulement sa moitié ventrale; l'anus, bien qu'apparu sur le bord postérieur de l'ébauche, occupe néanmoins le centre de l'aire anale, dont la moitié postérieure, qui deviendra plus tard la paroi dorsale du telson, n'est encore que virtuelle. Celle-ci s'édifie peu à peu grâce à la condensation d'un certain nombre des éléments ectodermiques indifférenciés qui existaient à la surface du vitellus en bordure de l'aire embryonnaire. Au stade représenté dans les fig. 11 a et b, pl. II, la partie antérieure de l'aire anale est seule individualisée, mais on voit que, immédiatement en arrière, les éléments de la paroi du sac vitellin se sont multipliés, au point de former un groupement cellulaire dense qui, sur les côtés, vient se confondre insensiblement avec les parties latérales de l'ancien disque germinatif. Il s'organise de la sorte une large bande ectodermique, concave vers l'avant, qui embrasse le premier rudiment du telson, et dont les éléments tendent à se disposer suivant un certain nombre de rangées transversales régulières dessinant des arcs de cercle concentriques: c'est la première indication des parois dorsale et latérales de l'extrémité caudale du corps. Celle-ci apparaît peu à peu sous l'aspect d'une petite papille, bien délimitée en avant par la fente sternale, délimitée d'une façon plus vague sur le reste de son pourtour par un sillon faiblement indiqué (que l'on voit par exemple en coupe dans la figure 28 b, pl. IV).

3. — Les téloblastes. Évolution du telson.

L'évolution de l'extrémité postérieure du corps de l'embryon nauplien peut être suivie aisément grâce à la différenciation d'une rangée de cellules spéciales qui constitue un précieux point de repère, car elle établit une limite bien nette entre l'aire anale et le reste de la papille caudale. Ces cellules sont bien reconnaissables dès le début de la flexion ventrale et forment tout d'abord un demi-cercle, qui borde en avant la première ébauche du telson (pl. II, fig. 11 a et b, *E. t.*) ; elles n'appartiennent pas à ce dernier, mais à la zone embryonnaire, encore dépourvue d'appendices, qui s'étend en avant de lui. Leur évolution ultérieure montre qu'il s'agit d'une rangée de téloblastes, dont les cloisonnements fourniront l'ectoderme d'une grande partie du corps : ce sont les *ectotéloblastes*. Ils se distinguent des éléments avoisinants, non pas, au début du moins, par leurs dimensions, mais par la structure de leur noyau : on y voit un gros corps chromatique central, isolé au milieu d'une large zone relativement claire, le reste de la chromatine étant surtout localisé à la périphérie ; dans les noyaux des cellules ectodermiques voisines, la substance chromatique est répartie d'une façon beaucoup plus homogène et apparaît surtout sous l'aspect d'un réseau diffus ou de granulations éparses.

Au fur et à mesure que la papille caudale s'accroît, l'aire anale se complète en arrière, au moyen des nouveaux éléments ectodermiques qui se trouvent incorporés à l'embryon. En même temps, grâce à la différenciation sur place d'un certain nombre de ces nouveaux éléments, l'arc dessiné par les *ectotéloblastes* s'allonge (pl. I, fig. 7, et pl. II, fig. 13) ; ses deux extrémités se rapprochent et finissent par se rejoindre en arrière de l'anus. Au moment où l'union se fait, le telson se trouve parfaitement délimité, étant entouré désormais d'un cercle complet d'*ectotéloblastes*, dont le nombre paraît être de 20 ou 22 chez *L. serratus*.

Au-dessous et un peu en dedans des *ectotéloblastes*, s'est formée, aux dépens d'un certain nombre d'éléments de l'ancien bouchon blastoporique, une rangée de *mésotéloblastes* ; ils se montrent un peu plus tardivement que les premiers et ne sont

pas encore nettement reconnaissables au stade représenté dans les figures 11 (pl. II) et XI (p. 93). Leur différenciation débute au-dessous de la partie la plus antérieure de l'arc des ectotéloblastes ; de là, elle s'étend graduellement sur les côtés et vers l'arrière, et peu après le moment où vient de se fermer le cercle des initiales ectodermiques, on distingue au-dessous de lui un cercle complet d'initiales mésodermiques, formé, chez *L. serratus*, de 14 ou 16 éléments. La zone germinative téloblastique est désormais entièrement constituée (on la voit en coupes sur les fig. 27 et 28 b, pl. IV). Aucune de ces cellules initiales n'a subi de division jusqu'à présent, mais leur taille s'est accrue dans de notables proportions, au point qu'elle permet à elle seule, à présent, de les distinguer d'emblée parmi les tissus ectodermiques ou mésodermiques qui les entourent.

*
**

Tant que le cercle des ectotéloblastes n'est pas complet, la fente sternale s'enfonce à peu près perpendiculairement à la

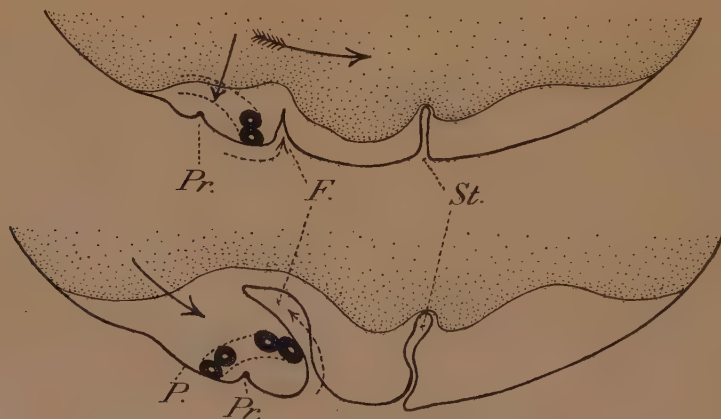


Fig. XIII. — Figures schématiques (coupes longitudinales médianes) montrant l'évolution de l'extrémité caudale du corps de l'embryon nauplien. La flèche barbelée est parallèle à l'axe de la partie antérieure de l'embryon ; la flèche non barbelée, en trait plein, marque l'axe de la partie postérieure, qui devient la papille caudale, *P* ; la flèche en trait interrompu indique le déplacement subi par la portion antérieure de la zone germinative, par suite de l'approfondissement de la fente sternale, *F*. On a représenté les téloblastes voisins du plan médian (en noir) et la projection de la zone germinative sur ce plan (en pointillé) *St.*, stomodæum ; *Pr.*, proctodæum.

surface de l'œuf (fig. XIII A, et pl. IV, fig. 27) ; l'axe longitudinal du corps, dans la papille caudale, fait alors à peu près un angle droit avec la direction qu'il présente dans la partie antérieure de l'aire embryonnaire : l'ébauche de l'aire anale est encore entièrement visible en surface. Puis les téloblastes les plus antérieurs atteignent bientôt le bord même de l'invagination (pl. II, fig. 12) ; ils y pénètrent et y disparaissent peu à peu, avec une portion du telson, lorsque la différenciation de la zone germinative est achevée en arrière de l'anus. La fente sternale s'infléchit vers l'arrière et continue à s'approfondir suivant une direction à peu près parallèle à la surface (fig. XIII, B). Dès ce moment le telson et la zone germinative qui le bordent se trouvent repliés au niveau de la lèvre postérieure de cette fente ; la plus grande partie reste directement visible du dehors, sur la face externe de la papille caudale ; mais une autre partie est désormais cachée d'une façon définitive et appartient à la face interne de la papille. Les figures schématiques XIII A et B. mettent bien en évidence la succession des phénomènes et montrent le déplacement et la déformation que subit l'aire anale, du fait de l'approfondissement continu de la fente sternale.

Nous pouvons désormais distinguer dans l'aire embryonnaire deux régions bien distinctes. Il existe une extrémité libre, la *papille caudale*, bien individualisée, avec sa face ventrale et sa face dorsale ; son axe est dirigé d'arrière en avant, et elle n'est en relation avec la masse du vitellus que par sa partie proximale ; toute la région antérieure de l'embryon, au contraire, n'est représentée que par sa face ventrale et reste appliquée sur le vitellus : nous lui réserverons le nom de *lame embryonnaire*.

*
* *

L'existence de téloblastes dans l'embryon nauplien avait été déjà reconnue par quelques auteurs chez d'autres *Caridea* ; mais aucun d'eux n'a pu suivre la genèse et la différenciation progressive de la zone germinative. HERRICK (*in* Brooks and H. 1892) a bien signalé chez les Aphéidés, vers l'extrémité distale de la papille caudale, une rangée de cellules qui se distinguent par leur gros noyau vésiculeux (pl. XLII, fig. 120 et 121) et qu'il

considère comme représentant probablement une « budding zone ». Ces cellules ont été vues également chez le *Cragon* par KINGSLEY (1889) et par WELDON (1892). Mais ces différents auteurs ne les ont observées que sur des coupes, et non sur la lame embryonnaire simplement détachée du vitellus et montée en préparation *in toto*, après action d'un colorant nucléaire ; aussi n'ont-ils pu fixer avec certitude la disposition relative de ces éléments.

WELDON observe au début, dans la papille caudale, seulement une paire d'ectotéloblastes superficiels et une paire de mésotéloblastes profonds, les deux éléments de chaque paire étant disposés symétriquement de part et d'autre du plan médian ; ultérieurement ils se multiplient, surtout les premiers, mais WELDON ne trouve dans ses coupes que quatre mésotéloblastes, et pour lui ce nombre doit être constant.

Bien que l'auteur n'insiste pas sur ce point, les conclusions auxquelles il est arrivé pourraient donner à penser qu'il se différencie très tôt, dans l'aire embryonnaire, une paire d'initiales mésodermiques comparables aux deux mésotéloblastes qui existent en avant de la région anale dans la larve trochophore des Annélides. Lorsque, par la suite, le nombre des éléments de la zone germinative devient plus grand, on pourrait être tenté de croire que cela est dû à une multiplication des deux paires d'initiales primitives. On sait, depuis les travaux de PATTEN, BERGH, Mc MURRICH, NUSBAUM, que, chez les Isopodes et chez les Mysidacés, tous les segments du corps situés en arrière de ceux qui portent les appendices naupliens sont produits par les cloisonnements de deux rangées transversales de téloblastes, les uns ectodermiques, les autres mésodermiques ; le nombre des premiers, assez élevé, ne paraît pas être fixe, et chacun d'eux provient directement de la transformation d'une cellule ectodermique banale préexistante ; les mésotéloblastes, par contre, sont constamment au nombre de huit. Or, chez un Isopode, *Cymothoa*, NUSBAUM (1898) a constaté que ces huit éléments étaient engendrés par les divisions de deux initiales mésodermiques, qui occupent à l'origine une situation superficielle, de chaque côté et un peu en avant du blastopore. On sait d'ailleurs, depuis les travaux de Mc MURRICH (1895) sur différents Isopodes, que les processus de la segmentation et de

la formation des feuillets se réalisent dans ce groupe suivant un type plus *déterminatif* que dans la plupart des autres Malacostracés ; les Isopodes se rapprochent sous ce rapport des Crustacés dont les œufs sont relativement peu chargés de réserves vitellines. Il n'est pas surprenant de voir, chez *Cymothoa*, s'individualiser de bonne heure une paire d'initiales, qui fourniront, par leurs divisions répétées, tout le matériel mésodermique de la partie postnauplienne du corps.

Il n'existe rien de tel chez les *Caridea*. La description de WELDON est fondée sur l'examen de quelques sections tangentielles de la paroi ventrale de la papille caudale, et il considère que ces coupes lui montrent la totalité de la zone germinative ; il a cru que les téloblastes étaient disposés suivant deux courtes rangées transversales, l'une superficielle, l'autre immédiatement sous-jacente, localisées sur cette face ventrale ; et il ne s'est pas rendu compte que les deux rangées d'initiales s'incurvent pour se prolonger sur les côtés, puis sur la face externe de la papille. Le nombre des mésotéloblastes dans les stades envisagés, est certainement bien supérieur à quatre : La fig. 30 (pl. XXII) du travail de WELDON, qui se rapporte à un embryon un peu plus jeune, et qui prétend montrer l'existence exclusive à ce stade de deux cellules-mères ectodermiques et de deux cellules-mères mésodermiques, correspond à une coupe longitudinale de la papille caudale, plus rapprochée de la face ventrale, mais non tout à fait tangentielle ; il en résulte que chacun des deux arcs de cercle formés par les téloblastes a été rencontré en deux points par la section, et que celle-ci intéresse seulement une paire d'initiales de chaque sorte, les deux éléments de chaque paire y apparaissant assez largement séparés l'un de l'autre. Il aurait suffi à l'auteur d'examiner avec quelque attention les coupes immédiatement voisines, pour voir se compléter, sur la ligne médiane ventrale, la série continue des deux catégories de téloblastes.

Les choses doivent se passer chez le *Crangon*, et probablement chez tous les *Caridea*, de la même façon que chez *L. serratus* et *L. squilla*. Qu'il s'agisse de la rangée des ectotéloblastes ou de celle des mésotéloblastes, à aucun moment on ne peut reconnaître une paire de cellules initiales d'où proviendraient toutes les autres. Chacune des grosses cellules ectodermiques

qui se trouvent en contact avec le bord antérieur de l'ébauche du telson acquiert peu à peu la structure d'un téloblaste (pl. II, fig. 11 b); il en apparaît d'emblée une rangée formée de huit à dix éléments. Cette rangée s'accroît, non pas par multiplication des éléments qui la composent en premier lieu, mais grâce à la transformation sur place d'autres cellules ectodermiques, la position que celles-ci ont été conduites à occuper à un moment donné dans l'aire embryonnaire, au hasard des précédentes divisions, déterminant seule leur différenciation ultérieure. Il en est de même pour les mésotéloblastes, dont on voit la série s'allonger peu à peu, par différenciation graduelle d'un certain nombre d'éléments profonds, sur le pourtour du bouchon blastoporique (¹).

*
* *

Si l'on examine l'aire anale chez un embryon nauplien âgé, au moment où elle est bien délimitée sur tout son pourtour par un cercle complet d'ectotéloblastes, on remarque que l'anus n'est pas médian, mais occupe une position assez excentrique : il est en effet beaucoup plus rapproché du bord postérieur, dorsal, que du bord antérieur, déjà réfléchi sur la face interne de la papille caudale (pl. II, fig. 13). Si l'on suppose cette aire anale divisée par une ligne transversale en deux territoires de même superficie, l'un antérieur, l'autre postérieur, et que l'on considère le premier comme appartenant à la face ventrale, le deuxième à la face dorsale du corps, on pourra dire que, dans l'embryon nauplien, l'anus s'ouvre dorsalement. Nous verrons d'ailleurs qu'il conserve cette position jusqu'à une phase très avancée du développement, avant de prendre sa position définitive sur la face ventrale du telson. Il est intéressant de noter que, dans bon nombre de larves *nauplius* libres, l'anus paraît également situé dorsalement, à quelque distance de l'extrémité du corps. On peut retrouver la même particularité, même à l'état adulte, parmi les Crustacés munis d'une *furca* caudale (un certain nombre de Copépodes, beaucoup de Cladocères).

En réalité, si l'on considère la distance qui s'étend de l'anus

(¹) Signalons la curieuse méprise de NUSBAUM (1887), qui, chez *Mysis*, a pris les téloblastes pour la première ébauché des glandes génitales.

au bord postérieur du telson à la fin de la phase nauplienne (fig. 13), on voit qu'elle est sensiblement la même que celle qui le sépare du bord antérieur du telson dans un stade plus jeune (fig. 11 b), au moment où il n'existe encore que la moitié antérieure du cercle des ectotéloblastes. Pendant que la zone germinative se complète en arrière, la partie du telson qui s'est différenciée la première, celle qui s'étend en avant de l'anús, prend un développement plus considérable, grâce à une active multiplication de ses éléments; elle dessine peu à peu deux proéminences latérales, convexes, qui s'individualisent de plus en plus nettement et apparaissent bientôt séparées par un sillon longitudinal médian; elles représentent deux lobes furcaux, qui formeront les deux ailes latérales du telson de la larve *Zoea*. L'anús s'ouvre au fond du sillon furcal, qui se prolonge ventralement vers l'avant et vient entailler le bord libre de la papille caudale (fig. 13).

Il me semble par suite plus légitime de considérer que l'anús ne cesse pas de marquer exactement l'extrémité postérieure du corps. Lorsqu'il paraît s'ouvrir plus ou moins dorsalement, la partie du corps qui s'étend en arrière de lui et occupe une position plus distale est en réalité tout entière ventrale; elle résulte d'une prolifération de la paroi ventrale du telson, et représente une simple expansion de cette paroi.

CHAPITRE III

L'AIRE EMBRYONNAIRE A LA FIN DE LA PHASE NAUPLIENNE. — LA MUE NAUPLIENNE

Avant de poursuivre l'étude des processus qui président au développement graduel de la forme générale du corps, il importe de jeter un coup d'œil d'ensemble sur la constitution de l'aire embryonnaire à la fin de la phase nauplienne. Cette phase est caractérisée, nous le savons, par la présence, à l'état d'ébauches, des différents appendices propres à la larve *nauplius* ; elle prend fin sitôt que de nouveaux appendices commencent à se montrer en arrière des précédents.

Le jeune embryon (pl. I, fig. 7), de forme assez ramassée, et à peu près aussi large que long, n'occupe qu'un espace relativement restreint à la surface de l'œuf, où son axe peut encore faire un angle variable avec celui des pôles géométriques ; nous savons qu'il est représenté à peu près uniquement par sa face neurale ou ventrale.

Les deux extrémités primordiales du corps sont bien individualisées : le *prostomium* ou acron, situé en avant de la bouche, est reconnaissable à ses deux paires d'ébauches, qui correspondent aux yeux et aux antennes I ; le *telson* ou aire anale, forme un petit massif cellulaire compact, dans lequel s'ouvre l'anus ; il est complètement entouré par la zone germinative téléblastique, qui n'a pas encore fonctionné jusqu'à présent.

Entre ces deux régions fondamentales il existe déjà, en avant, deux somites munis des rudiments de leurs appendices. Le premier, où s'ouvre la bouche, porte les rudiments des antennes II : c'est le segment buccal ou *peristomium* ; le deuxième porte les ébauches des mandibules. Entre ce dernier segment et la zone germinative existe une vaste région homogène et indifférenciée, où aucune trace d'appendices n'est encore reconnaissable.

La partie du corps qui s'étend au delà des mandibules est repliée sur elle-même, si bien que l'extrémité caudale ne coïncide pas avec le bord postérieur du territoire occupé à la surface du vitellus par l'ensemble de l'aire embryonnaire ; elle se trouve en effet portée sur une petite papille qui se détache de la *lame embryonnaire* proprement dite ; son axe est dirigé d'arrière en avant, et sa partie libre est comme encastrée dans un enfoncement que présente la lame embryonnaire, immédiatement en arrière des mandibules, de sorte que l'extrémité distale du telson se trouve au niveau du bord postérieur du deuxième somite (pl. II, fig. 13). Une portion de la face externe de la papille caudale, celle qui s'étend entre l'anوس et la limite postérieure de l'aire embryonnaire, représente la seule partie qui soit jusqu'à présent différenciée de la paroi dorsale du corps.

De nombreux auteurs ont décrit, chez différents Malacostacés qui éclosent à un stade de développement plus avancé, que le stade *nauplius*, une mue embryonnaire, qui se produirait au moment où l'organisme traverse dans l'œuf la phase nauplienne ; elle consiste dans le rejet d'une mince cuticule, et l'on a attribué naturellement à ce phénomène une grande valeur, en l'interprétant comme le souvenir d'une période où les ancêtres de l'animal considéré éclosaient sous la forme d'une larve *nauplius*. Il est certain que de telles cuticules chitineuses peuvent être sécrétées, puis rejetées, par la surface de l'embryon, parfois à plusieurs reprises, au cours de son développement. Leur étude est à peu près impossible sur des œufs fixés, et ce n'est guère que l'examen du matériel vivant qui peut fournir à leur sujet des indications utiles. Malheureusement mon attention ne s'est pas portée dans cette direction en temps opportun, de sorte qu'il m'est impossible de donner sur ce point des renseignements bien précis.

Ce que je puis affirmer, c'est qu'il existe très tôt autour de l'œuf un mince revêtement cuticulaire, étroitement appliqué contre la surface des blastomères ; j'ai reconnu sa présence dans la *morula*, dès le stade XVI, chez *L. serratus*, où il se détache parfois et devient alors bien visible, au-dessous de la membrane vitelline, au moment de la pénétration des réactifs fixateurs. Ultérieurement, lorsque le disque germinatif est

constitué, cette cuticule s'en sépare, et, sur les œufs examinés *in vivo*, on la voit former au-dessus de lui une sorte de dôme surbaissé ; puis elle paraît se détacher peu à peu de la surface au-dessus des deux bandelettes antérieures, lorsque la concentration cellulaire y atteint une certaine valeur, et avant même que l'embryon nauplien ne soit véritablement achevé. Il est en général difficile de la reconnaître sur les coupes, où il n'en subsiste ordinairement que des lambeaux ; on la voit assez bien sur la fig. 29 b, pl. IV, qui se rapporte à un embryon métanauplien. A cela paraît se réduire le fameux épisode de la mue nauplienne, qui devait obtenir un succès facile parmi les phylogénistes de l'ancienne école. Nous n'insisterons pas ici sur ce qu'il y a de simpliste à voir la persistance d'un souvenir ancestral dans le rejet d'une membrane cuticulaire, dont la production est certainement en rapport avec des phénomènes d'excrétion ; nous reviendrons plus loin sur la valeur qu'il convient d'attribuer à un tel processus.

CHAPITRE IV

ACHÈVEMENT DE L'EMBRYON PRIMAIRE

1. — Formation des appendices postérieurs du céphalon.

On peut considérer comme marquant le début d'une phase métanauplienne le moment où, en arrière des organes paires caractéristiques du *Nauplius*, apparaissent pour la première fois les rudiments d'autres appendices : ce sont ceux qui appartiennent aux deux segments postérieurs du céphalon, c'est-à-dire les maxilles I et les maxilles II.

Ils se montrent presque simultanément, sous l'aspect de quatre taches de tissu cellulaire plus dense et formées d'éléments plus petits que ceux qui les entourent (fig. XIV). Les ébauches des maxilles I, qui s'organisent en premier lieu, sont difficilement discernables au début, n'étant que partiellement visibles dans les embryons examinés *in toto*. Nous savons en effet que, au niveau du bord postérieur du sternite mandibulaire, la lame embryonnaire s'infléchit brusquement en dedans, dessinant une excavation dans laquelle vient se rabattre la papille caudale ; cette excavation est formée à peu près en totalité par ce qui deviendra le sternite du segment des maxilles I, qui s'étend en arrière jusqu'au fond de la fente sternale. Les ébauches de ces appendices se trouvent logées en partie dans l'excavation elle-même ; elles sont plus ou moins masquées, à la fois par la papille caudale et par les rudiments des mandibules, qui forment des mamelons saillants au-dessus d'elles (fig. XIV, et pl. II, fig. 14). Ce n'est qu'à un stade notablement plus avancé, pendant que se forment les ébauches des maxillipèdes (fig. 15), que le bord antérieur des maxilles I devient visible et cesse d'être recouvert par le bord postérieur des mandibules ; à ce moment en effet, tandis que la papille caudale s'allonge et que son extrémité libre progresse vers l'avant,

le sternite des maxilles I se déplie en quelque sorte ; ses appendices se trouvent par suite reportés plus en arrière et se disposent à peu près sur le même plan que ceux qui les précèdent ou qui les suivent immédiatement.

Les ébauches des maxilles II se montrent fort peu après celles des maxilles I. Elles apparaissent à une certaine dis-

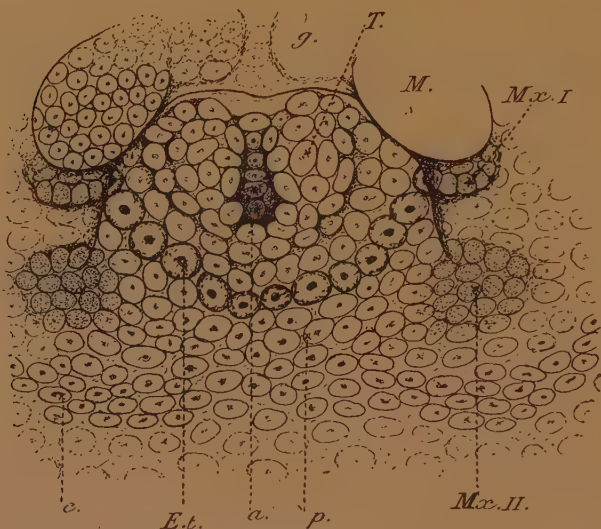


Fig. XIV. — *Leander serratus*, partie postérieure du corps de l'embryon primaire à la fin de son évolution. *M.*, ébauches des mandibules, avec les ganglions correspondants, *g.* ; *Mx. I*, *Mx. II*, ébauches des maxilles I et des maxilles II ; *T.*, telson ; *a.*, anus ; *E. t.*, anneau des ectotéloblastes ; *p.*, ectoderme du bord postérieur de l'aire embryonnaire ; *c.*, première ébauche du bord postérieur de la carapace (Dans les figures XIV et XV, les noyaux des différents éléments sont seuls représentés, les limites cellulaires n'étant pas distinctes). G. = 320.

tance en arrière, exactement au niveau des commissures droite et gauche des lèvres de la fente sternale ; elles s'étendent en partie sur le fond même de cette fente, et sur les côtés de la papille caudale (fig. XIV). Le sternite du segment correspondant comprend la majeure partie de la face interne de la papille, celle qui s'étend entre le fond de la fente sternale et l'anneau des téloblastes ; l'étude du développement ultérieur montre en effet que les sternites des segments suivants, avec leurs appen-

dices, se forment aux dépens de nouveaux tissus engendrés par ces téloblastes.

La flexion ventrale, qui ramène vers l'avant l'extrémité libre du corps, se fait donc à ce stade entre les deux derniers segments du céphalon. La papille caudale est alors essentiellement formée par le segment des maxilles II, par le telson et l'assise génératrice téloblastique qui les sépare; le terme de « repli thoraco-abdominal », qui sert habituellement à la désigner, serait donc ici particulièrement impropre. Le telson occupe son extrémité distale, une faible partie de sa face interne et la presque totalité de sa face externe; le segment des maxilles II occupe la majeure partie de sa face interne et déborde sur les côtés. Il est important de remarquer que ce dernier segment, comme tous ceux qui le précèdent, n'est représenté que par sa portion sternale et par les parties latérales qui portent les appendices. On pourrait supposer, de prime abord, que son tergite est représenté par la bande de tissu ectodermique relativement dense qui s'étend sur la face externe de la papille, au niveau de sa base, immédiatement en arrière des téloblastes (fig. XIV, *p.*). Il n'en est rien; nous verrons en effet que ce tissu servira à édifier la partie postérieure de la paroi dorsale du péréon; le tergite du segment des maxilles II, aussi bien que celui de tous les autres céphalonites, est encore inexistant.

2. — Définition de l'embryon primaire; sa constitution définitive.

La forme embryonnaire qui se trouve réalisée, une fois qu'ont apparu les ébauches des deux paires de maxilles, s'est tout entière édifiée sur place, directement, aux dépens de tissus préexistants; elle résulte d'un simple modelage des contours de l'aire embryonnaire primitive, et d'un agencement particulier de ses matériaux. Il y a eu certes d'innombrables mitoses, déterminant un accroissement considérable du nombre des éléments cellulaires, mais cet accroissement s'est fait exclusivement suivant le mode interstitiel; aucune partie ne s'est organisée aux dépens de tissus de nouvelle formation, produits par les cloisonnements de cellules initiales, localisées à un niveau déterminé, dans une zone germinative.

C'est seulement à partir du stade où nous sommes parvenus que le corps va commencer à s'allonger, par croissance subterminale, des segments nouveaux étant successivement engendrés sur le bord antérieur du telson par le travail des téloblastes. A l'organisme qui s'est édifié d'une façon directe, en utilisant les matériaux accumulés à l'origine dans l'aire embryonnaire, et avant l'entrée en jeu de la zone génératrice, nous donnerons le nom d'*embryon primaire*, et les tissus qui le constituent seront dits *tissus primaires* ; par opposition, nous qualifierons de *tissus secondaires* tous ceux qui seront bourgeonnés par les téloblastes.

Le corps de cet embryon primaire est encore peu allongé, et même sa largeur excède sa longueur ; c'est à ce moment en effet que le raccourcissement déjà signalé de la région antérieure, celle qui porte les appendices naupliens, paraît être le plus prononcé. Il possède déjà, avec les ébauches des appendices correspondants, les quatre premiers segments, ceux des antennes II, des mandibules, des maxilles I et des maxilles II, c'est-à-dire l'ensemble des segments qui, avec le prostomium, forment le *céphalon* du Crustacé. Contrairement à ce que pensent certains carcinologistes, la limite établie entre céphalon et péréion, et placée entre le segment des maxilles II et celui des maxillipèdes I, n'est pas quelque chose de purement arbitraire ; l'unité morphologique du céphalon est révélée par l'embryogénie. Notre embryon primaire est donc essentiellement constitué par le *céphalon* et le *telson*, séparés seulement par l'assise génératrice téloblastique.

A droite et à gauche de la papille caudale, on voit se dessiner, dans la paroi du sac vitellin, deux bandes incurvées, dont la concavité regarde l'embryon, et qui résultent du groupement d'un certain nombre de noyaux ; en arrière elles se rapprochent de la base de la papille, qu'elles atteignent non loin du bord postérieur des ébauches des maxilles II ; leur ensemble dessine donc un arc de cercle, qui tend à embrasser l'extrémité postérieure de l'aire embryonnaire (fig. XIV, c.). L'étude ultérieure du développement montre qu'il faut voir en elles la première indication du bord postéro-inférieur de la *carapace* céphalothoracique. L'embryon primaire peut donc être considéré comme revêtu dorsalement d'une carapace, dont l'existence n'est encore en quelque sorte que virtuelle, et qui se réduit évidemment à

un bouclier céphalique. Dans les stades suivants, l'ébauche du bord postérieur de cette carapace se trouvera graduellement refoulée vers l'arrière, et s'écartera de plus en plus du niveau des maxilles, au fur et à mesure que les différents somites du péréion viendront se disposer à la suite de ceux du céphalon; mais, ici comme partout ailleurs, la carapace apparaît bien comme formée à l'origine par un repli des téguments de la région céphalique.

3 — La position de l'embryon à la surface de l'œuf et ses rapports avec le sac vitellin.

Contrairement à ce que l'on observe dans tous les stades précédents, l'embryon primaire parvenu au terme de son évolution occupe une position rigoureusement déterminée par rapport au grand axe de l'œuf. Nous avons vu que l'aire embryonnaire, au moment de sa formation, pouvait être disposée d'une façon quelconque à la surface du vitellus. Même à la fin de la phase nauplienne, bien que le plan de symétrie de la plupart des embryons passe par l'axe des pôles géométriques, chez beaucoup il fait encore avec lui un angle variable (pl. I, fig. 7), et chez quelques-uns il lui est nettement perpendiculaire. Au moment où les rudiments des deux paires de maxilles sont bien indiqués, on trouve au contraire tous les embryons orientés de telle façon que leur plan de symétrie passe exactement par le grand axe de l'œuf; en outre, ils occupent constamment la même position par rapport à cet axe, le bord postérieur de l'aire embryonnaire coïncidant presque exactement avec l'un des pôles, que nous pourrions désormais désigner sous le nom de pôle postérieur; quant à son bord antérieur, il n'atteint pas encore le niveau du plan équatorial; l'embryon est donc tout entier compris dans la moitié postérieure de l'œuf.

Si nous supposons l'œuf coupé par un plan passant par l'axe longitudinal, et perpendiculaire au plan de symétrie de l'embryon, nous pourrions y distinguer une face dorsale, à peu près uniquement formée par la paroi du sac vitellin, et une face ventrale, sur laquelle la lame embryonnaire s'étend d'arrière en avant. On peut se demander si la face ventrale ainsi définie correspond bien à ce que nous avons désigné de ce même terme

en décrivant les premières phases du développement. Nous avons appelé face inférieure, ou ventrale, celle qui contenait le pôle végétatif, et par conséquent la région où se formait le blastopore et où s'organisait plus tard l'extrémité caudale de l'embryon. Presque toujours le blastopore est plus rapproché de l'un des pôles géométriques que de l'autre ; et très souvent, peut-être même dans la majorité des cas, l'aire embryonnaire, qui se constitue en avant de ce blastopore, empiète sur le pôle le plus proche, qu'elle recouvre plus ou moins (pl. I, fig. 3 a). Si, au cours de son déplacement à la surface de l'œuf, l'extrémité postérieure de l'embryon vient occuper ce même pôle, cet embryon pourra se trouver presque tout entier porté sur l'ancienne face supérieure ou dorsale, celle qui, au début de la segmentation, était caractérisée par la présence du pôle protoplasmique. Il est possible qu'il en soit ainsi dans un certain nombre de cas ; mais le plus souvent l'extrémité caudale semble émigrer peu à peu vers le pôle opposé à l'extrémité prostomiale, de sorte que la lame embryonnaire, qu'elle entraîne à sa suite, ne cesse pas alors d'occuper ce qui était dès l'origine la face ventrale de l'œuf, celle que caractérisait au début la présence du pôle vitellin.

A-t-on d'ailleurs vraiment le droit de parler de *blastocinèse*, de déplacement de l'embryon à la surface du vitellus ? Il ne faut pas oublier que ce vitellus ne consiste pas en une masse solide, sur laquelle pourrait glisser en quelque sorte la lame embryonnaire ; il est en réalité fluide, et le sac qui le contient peut facilement se déformer. On peut aussi bien considérer que les matériaux vitellins subissent à un moment donné, sous l'influence de l'embryon, un remaniement, qui les oblige à se disposer par rapport à celui-ci d'une façon déterminée.

Quoi qu'il en soit, c'est au moment où l'embryon primaire a acquis son organisation définitive que des rapports constants s'établissent dans la disposition relative du vitellus et de l'aire embryonnaire ; le sac vitellin allonge désormais son grand axe dans le plan de symétrie du corps de l'embryon et forme en avant de lui une volumineuse proéminence procéphalique (cette disposition est encore bien indiquée dans les fig. XVI 1 et 2 (p. 148), qui se rapportent à un stade un peu plus avancé).

TROISIÈME PARTIE

DIFFÉRENCIATION DE L'EMBRYON PROZOËEN

CHAPITRE I

DÉBUT DU FONCTIONNEMENT DE LA ZONE GERMINATIVE TÉLOBLASTIQUE. TISSUS PRIMAIRES ET TISSUS SECONDAIRES. NAUPLIUS ET TROCHOPHORE.

L'entrée en jeu de la zone germinative téloblastique marque le début d'une phase toute nouvelle dans l'ontogénèse. Nous savons que cette zone est formée par un anneau de grosses cellules initiales ectodermiques, doublé en profondeur par un anneau d'initiales mésodermiques. Chacun de ces téloblastes va subir un grand nombre de mitoses successives, dont les fuseaux seront toujours orientés à peu près dans le même sens, parallèlement à l'axe longitudinal du corps. Après chaque division l'élément primitif se reconstitue, sous l'aspect d'une cellule turgescente, à gros noyau vésiculeux, restant toujours en contact, par sa face postérieure, avec le bord de l'aire anale. De cette façon, chacun d'eux bourgeonne, sur sa face antérieure (qui est en réalité tournée vers l'arrière, puisque l'extrémité caudale du corps se rabat d'arrière en avant), une longue file de cellules de forme parallélépipédique, et cette disposition des éléments en rangées longitudinales demeurant parallèles les unes aux autres, au moins sur une certaine distance, fait en général reconnaître aisément, à première vue, les tissus jeunes engendrés par l'activité des téloblastes (pl. II, fig. 13). Des mitoses peuvent apparaître assez tôt dans les cellules-filles, alors qu'elles ne sont séparées des initiales que par deux ou

trois éléments ; mais comme ces divisions se font elles-mêmes dans le sens longitudinal, elles n'altèrent pas la régularité de la rangée dans laquelle elles se produisent. La disposition en rangées transversales n'est jamais aussi nette, le synchronisme des phases successives d'activité et de repos des différents tél oblastes n'étant pas parfait, et des différences de taille pouvant exister entre les cellules d'une même file longitudinale.

Tant que la zone germinative n'est pas entrée en activité, on n'observe à son contact immédiat, dans la partie basilaire et dorsale de la papille caudale, qu'un amas d'éléments disposés sans aucun ordre (fig. XIV, *p.*) ; dès qu'elle commence à fonctionner, ceux-ci se trouvent peu à peu refoulés par les tissus de nouvelle formation, caractérisés par l'alignement régulier de leurs cellules. L'examen des fig. XIV (p. 124), XV (p. 141) et 15 (pl. II) montre d'une façon probante, d'une part, que la zone germinative n'a pas encore fonctionné au moment où les ébauches des maxilles II viennent de se constituer, par concentration et multiplication d'éléments qui appartiennent aux *tissus primaires* de l'embryon ; d'autre part, que les appendices suivants, c'est-à-dire les maxillipèdes I. sont les premiers qui s'organisent dans les tissus jeunes d'origine tél oblastique, à l'ensemble desquels nous donnons le nom de *tissus secondaires* (Voir ci-dessous, p. 140-142).

*
* *

Nous avons vu qu'un certain nombre d'auteurs avaient signalé l'existence d'une zone germinative chez d'autres *Caridea* ; ils ne fournissaient d'ailleurs aucune précision, ou ne donnaient que des renseignements très erronés sur sa constitution, sa position exacte ou sa genèse. D'autre part, il était impossible de dégager, de l'ensemble des travaux antérieurs sur l'embryogénie des Décapodes, une réponse à ces deux questions fondamentales : A quel moment de l'ontogénèse commence à fonctionner la zone germinative ? Quelles sont les parties du corps qui proviennent respectivement, d'une part, des tissus de l'aire embryonnaire primitive, d'autre part, des tissus proliférés par les tél oblastes ?

HERRICK (*in* : BROOKS and H., 1892), dans une coupe longitudinale qui se rapporte à un embryon nauplien jeune d'*Alpheus*

(pl. XXXIX, fig. 108), reconnaît, immédiatement en arrière de la fente sternale, encore peu profonde à ce stade, deux éléments qui se distinguent par leurs grandes dimensions ; l'un est superficiel : c'est un *ectoblaste* ; l'autre est disposé au-dessous : c'est un *mésoblaste* ; en arrière s'étendent deux rangées de cellules qui seraient issues de leurs cloisonnements. Si cette vue était exacte, les téloblastes commenceraient à fonctionner chez *Alpheus* beaucoup plus tôt que chez *Leander*. En réalité la figure de HERRICK se rapporte à un stade où les téloblastes ont à peu près la même disposition que dans notre figure 12 (pl. II). Une coupe longitudinale médiane suffisamment mince ne peut rencontrer qu'un ectotéloblaste et qu'un mésotéloblaste, parmi ceux qui occupent la partie la plus antérieure, dirigée transversalement, de la zone germinative, comme cela se voit dans notre figure 27 (pl. IV). Or, la coupe longitudinale que HERRICK regarde comme médiane est en réalité latérale ; elle intéresse la zone germinative à un niveau où celle-ci est dirigée longitudinalement, d'avant en arrière, sur l'un des côtés de l'aire anale ; chacune des deux files de cellules qu'il a observées représente une portion latérale de chacune des deux rangées de téloblastes. Remarquons, d'ailleurs, que c'est par la face qui regarde à ce moment vers l'avant que les téloblastes situés au voisinage de la ligne médiane ventrale, en avant de l'anus, devraient bourgeonner des rangées longitudinales de cellules-filles ; l'auteur ne s'est pas rendu compte que, dans son interprétation, ces dernières viendraient occuper l'emplacement de l'aire anale ! Il est curieux, d'autre part, qu'il n'ait pas revu sa « budding zone » dans des stades plus avancés du développement, par exemple dans l'embryon de sa figure 130 (pl. XLIV), qui a été examiné et dessiné *in toto* après coloration à l'hématoxyline ; à ce stade en effet, le corps a déjà commencé à s'allonger, et les deux premières paires de maxillipèdes ont apparu en arrière des maxilles ; les téloblastes doivent être en pleine activité, et les files de cellules qui en procèdent, bien qu'ayant échappé à HERRICK, sont certainement très reconnaissables.

Chez *Crangon vulgaris*, vers la fin de la phase nauplienne, alors que la papille caudale est bien individualisée, WELDON (1892) observe que, sur une certaine étendue de la face ventrale, les cellules sont alignées à la fois en rangées transverse-

les et en rangées longitudinales ; c'est pour lui la preuve qu'elles ont été engendrées par la zone germinative. Les dessins de l'auteur ne sont rien moins que probants (pl. XXII, fig. 30 à 32), et le prétendu alignement n'est que bien vaguement indiqué. Nous savons d'ailleurs que les grosses cellules ectodermiques de la région située en arrière des mandibules montrent de bonne heure une tendance à se disposer en rangées plus ou moins régulières (pl. II, fig. 9 a et b, 10, 11 b) ; il s'agit là d'un simple réajustement d'éléments préexistants, indice de la première différenciation de la paroi sternale des deux derniers céphalones ; le processus n'a aucun rapport avec la formation *de novo* d'un tissu secondaire produit par l'activité d'une zone germinative. De toutes façons il n'y a rien de comparable, dans ce qu'a vu WELDON, aux files longitudinales régulières, formées de cellules pressées les unes à la suite des autres, qui font aisément reconnaître, chez *Leander*, les tissus de provenance téloblastique. Rien n'autorise donc à penser que nos conclusions ne puissent être étendues à l'ensemble des *Caridea* ; il est probable que chez tous la zone germinative n'entre en jeu que dans l'embryon métanauplien et ne prend part à la formation d'aucun des segments du céphalon.

*
* *

Les Mysidacés (BERGH, 1893 a) et les Isopodes (Mc MURRICH, 1895 ; NUSBAUM, 1898) sont des objets éminemment favorables pour l'étude du fonctionnement de la zone germinative téloblastique. Chez eux, la rangée des mésotéloblastes, une fois qu'elle est complètement différenciée, comporte toujours huit éléments. Chacune des rangées cellulaires transversales auxquelles elle donne naissance représente le matériel mésodermique d'un segment déterminé ; c'est un fait qui semble solidement établi et tous les auteurs précités sont d'accord sur ce point ; le nombre des divisions des mésotéloblastes doit donc être égal au nombre des segments issus de la zone germinative. Les faits sont moins nets pour l'ectoderme. La rangée des ectotéloblastes, superposée à la précédente, comprend un nombre plus élevé d'éléments. D'après Mc MURRICH, à chaque rangée transversale de cellules mésodermiques correspondraient deux ran-

gées de cellules ectodermiques, de sorte que le nombre des divisions des ectotéloblastes serait le double de celui des mésotéloblastes, un segment se trouvant représenté à un moment donné par deux rangs de cellules superficielles et un seul rang de cellules profondes. NUSBAUM, au contraire, tend à considérer que le nombre total des mitoses est le même dans les deux catégories de téloblastes, chacune des rangées ectodermiques transversales primitives paraissant se scinder secondairement en deux rangées successives.

J'ai étudié à la lumière de ces faits le fonctionnement des téloblastes chez *Leander*. Le nombre de leurs divisions est beaucoup plus considérable que dans les deux groupes précédents et n'est donc nullement en relation avec le nombre des segments produits. A aucun moment l'ensemble du mésoderme d'un segment déterminé n'est représenté que par une rangée transversale unique de cellules ; chacun des somites se délimite secondairement au sein d'une masse homogène formée d'un très grand nombre d'éléments. Cela nous montre, une fois de plus, que les processus de l'ontogénèse se font chez *Leander* suivant un mode tout à fait opposé au mode *déterminatif*.

D'autres différences fondamentales séparent encore le groupe Mysidacés-Isopodes des *Caridea*. C'est ainsi que la zone germinative consiste toujours, chez les premiers, en une simple bande transversale plus ou moins arquée (comparable par exemple à ce que montre la figure 11 a de la planche II) ; elle n'a jamais la forme d'un anneau entourant une extrémité caudale libre. En outre elle se différencie, et commence à fonctionner, d'une façon beaucoup plus précoce, bien avant que ne soient individualisées les ébauches des appendices naupliens. Enfin, et surtout, elle n'occupe pas dans les deux groupes la même situation relative. Le contraste est frappant, chez les Mysidacés comme chez les Isopodes, entre la région primaire du corps, c'est-à-dire l'aire embryonnaire primitive, dont les éléments sont disposés en une mosaïque très irrégulière, et la région secondaire, ou téloblastique, remarquable par l'alignement tout à fait régulier de ses cellules. Comme chez les *Caridea*, le mésoderme primaire provient du bouchon blastoporique, ou bien d'éléments qui se sont détachés de la surface en avant du blastopore ; quant au mésoderme secondaire issu des méso-

téloblastes, son extension vers l'avant est exactement la même que celle des tissus secondaires ectodermiques qui le recouvrent. Or, dans l'embryon examiné en surface, on voit apparaître les ébauches des mandibules sur le bord postérieur de la région primaire, au contact immédiat de l'ectoderme d'origine téloblastique ; c'est donc aux dépens des tissus secondaires que devront s'organiser les deux derniers céphalonites, celui des maxilles I et celui des maxilles II. Seuls s'organisent au sein des tissus primaires (outre l'ébauche du telson) le prostomium et les deux premiers somites, c'est-à-dire la région du corps qui porte les appendices naupliens. De là la distinction capitale établie par les auteurs entre le *mésoderme nauplien*, d'une part, le *mésoderme métanauplien*, d'autre part, celui-ci provenant tout entier des mésotéloblastes. Nous savons que, chez les *Caridea*, au contraire, les deux derniers céphalonites, qui portent les deux paires de maxilles, sont encore formés de tissus primaires, et que le segment des maxillipèdes I est le premier de ceux qui doivent leur origine à l'intervention de la zone germinative ⁽¹⁾.

*
* *

Il serait intéressant de rechercher, d'autre part, si les conclusions auxquelles nous sommes parvenu, relativement à la position de la zone germinative, et par conséquent des limites à assigner aux régions primaire et secondaire du corps, sont applicables non seulement aux *Caridea* mais à l'ensemble des Décapodes. Malheureusement il est difficile de tirer quelque indication précise des descriptions ou figures données par les auteurs. REICHENBACH, par exemple (1886), a bien vu dans l'em-

(1) La similitude des processus chez les Isopodes et chez les Mysidacés est tout à fait remarquable : c'est un argument puissant à faire valoir en faveur des vues de CALMAN (1909), qui, en se basant sur la morphologie comparée, a éloigné les Mysidacés des formes autrefois réunies dans la division des Podophthalmes ou Thoracostracés, pour les réunir aux anciens Edriophthalmes ou Arthrostracés, auxquels appartenaient les Isopodes, et former le groupement nouveau des *Peracarida*. Il est juste d'ajouter, toutefois, que les phénomènes précédemment décrits ne paraissent pas s'appliquer à tous les Péracarides (ce serait le cas pour les Amphipodes par exemple). De nouvelles recherches sont nécessaires ; peut-être montreront-elles que les différents types d'ontogénèse qui peuvent exister à l'intérieur de ce groupe se rattachent à un même type fondamental, ou ne sont que des modifications secondaires de celui qui est réalisé chez les Isopodes et les Mysidacés.

bryon de l'Écrevisse, sur le bord antérieur du telson, une « Knospungzone » ; dans la riche série de figures qui accompagne son mémoire, elle apparaît pour la première fois (pl. III, fig. 10) à un stade où l'on trouve déjà, en arrière des appendices naupliens, les ébauches des deux paires de maxilles et celles des maxillipèdes I. Sur un tel embryon représenté *in toto*, on reconnaît très nettement la moitié dorsale de l'anneau des ectotéloblastes, celle qui passe sur la face externe de la papille caudale ; mais la figure ne montre aucune trace de rangées cellulaires longitudinales en relation avec ces initiales. Ajoutons que, même dans les figures qui se rapportent à des stades plus avancés, les files d'éléments issues de chacun des téloblastes n'apparaissent pas clairement ou ne sont que vaguement indiquées. Je suis à peu près certain que, si l'attention de l'auteur avait été dirigée dans cet ordre d'idées, un examen moins superficiel lui aurait facilement révélé l'existence des tissus de nouvelle formation, dès le moment où se montrent les premiers rudiments des maxillipèdes I.

FULÍNSKY, dans ses recherches sur le développement du mésoderme chez l'Écrevisse (1908), a été avant tout préoccupé par le désir d'étendre à l'ensemble des Malacostracés les résultats obtenus par NUSBAUM chez les Isopodes. Il trouve que, chez l'Écrevisse également, les mésotéloblastes sont au nombre de huit ; ils sont disposés, vers l'extrémité de la papille caudale, autour de l'intestin postérieur ; mais ils ne forment pas un anneau continu, et sont répartis en trois groupes, largement séparés les uns des autres (F., fig. 2) : l'un ne comprend que deux éléments, qui se touchent suivant la ligne médiane ventrale ; les deux autres en renferment trois et sont situés sur les côtés. Il est possible que la figure donnée par FULÍNSKY corresponde à la réalité, mais je me garderais d'affirmer que des idées préconçues n'aient point présidé à l'interprétation de la coupe envisagée, et je ne serais pas trop surpris de voir s'intercaler, entre les trois groupes d'initiales dessinés par l'auteur, un nombre à peu près égal d'éléments semblables, faisant apparaître un cercle continu de mésotéloblastes. En outre, d'après FULÍNSKY, les relations qui existent entre les deux catégories de mésoderme sont les mêmes que chez les Isopodes et les Mysidacés, et la distinction fondamentale entre mésoderme nauplien

et mésoderme métanauplien doit être valable pour tous les Crustacés. Remarquons que l'auteur n'a nullement constaté que la zone germinative s'organise à un niveau qui touche au bord postérieur du segment mandibulaire; il déclare seulement trouver la première ébauche du mésoderme métanauplien immédiatement en avant de l'invagination proctodéale. Or celle-ci apparaît assez loin en arrière des mandibules, dans une vaste lame cellulaire, l'ébauche *thoraco-abdominale* de REICHENBACH, qui correspond à notre disque germinatif; cette lame contient en puissance le telson, avec la zone germinative, et, plus en avant, une zone assez large de cellules embryonnaires, qui correspond sans doute, comme chez les *Caridea*, à la face sternale des deux segments maxillaires (1).

Je suis donc porté à croire que, chez tous les Décapodes, la limite entre tissus primaires et secondaires de l'embryon correspond exactement à la limite entre le céphalon et le péréion. Chez la plupart au moins des Péracarides, elle se placerait au contraire dans le céphalon même, entre le segment des mandibules et celui des maxilles I.

*
* *

Plusieurs auteurs ont fortement insisté sur les analogies très grandes qui existeraient entre le mode de formation du corps tel qu'il a été décrit chez les Isopodes et les Mysidacés, et celui qui est réalisé chez les Annélides; et ils tendent à généraliser ces conclusions en les considérant comme valables pour l'ensemble des Crustacés. NUSBAUM en particulier, à la suite de ses recherches sur *Cymothoa* (1898), met en relief ce résultat essentiel que le stade *nauplius* des Crustacés est comparable au stade *trochophore* des Annélides, et que par suite il existe entre les deux groupes des relations de parenté fort étroites. Le mésoderme nauplien correspondrait au mésenchyme qui occupe la cavité blastocœlienne de la larve trochophore; le mésoderme métanauplien serait l'homologue du véritable mésoblate, né des deux cellules initiales ou téléblastes mésodermiques, que l'on trouve chez cette larve au voisinage de l'anús.

(1) Une assise génératrice téléblastique a été entrevue également chez les Crabes, par exemple par CANO (1893 a, pl. II, fig. 21), dans ses recherches sur le développement embryonnaire de *Dromia*.

Il n'y a pas lieu de développer ici toutes les objections que suscite cette manière de voir. On a le droit d'éprouver de prime abord quelque méfiance, en voyant prendre comme termes de comparaison, pour rapprocher les Annélides et les Crustacés, d'un côté la *Trochophore*, c'est-à-dire un organisme certainement très modifié par adaptation secondaire à la vie pélagique, et de l'autre, non pas une larve *nauplius*, mais l'embryon nauplien des Isopodes, c'est-à-dire d'un groupe où le développement, extrêmement condensé, se fait presque entièrement dans l'œuf, et où les processus ontogénétiques ont été sans aucun doute profondément altérés. L'idée ne serait même pas très heureuse de rapprocher de la *Trochophore* la larve *nauplius* typique, car il y a tout lieu de croire, comme nous le verrons plus loin, que chez cette dernière il existe déjà quatre segments entre le prostomium et les téléblastés. C'est seulement dans le prostomium, semble-t-il, que le mésenchyme blastocœlien de la larve trochophore prend une part relativement très importante à l'édification des tissus internes de l'organisme définitif. Chez les Crustacés au contraire, chez ceux du moins où il est possible de distinguer les deux catégories de mésoderme, c'est exclusivement le mésoderme primaire qui fournit tous les tissus conjonctifs et musculaires définitifs, non seulement de la région prostomiale, mais de toute la portion nauplienne du corps, qui comporte à l'origine les quatre premiers somites.

D'ailleurs le *Nauplius*, aussi bien que la *Trochophore*, n'a certainement aucune valeur palingénétique; d'un côté comme de l'autre il s'agit de formes larvaires adaptatives, secondairement modifiées, entre lesquelles il ne peut être question d'établir des relations de parenté immédiates. Sans doute on voit dans les deux cas une forme primaire se constituer d'emblée, par un agencement particulier des matériaux que fournit directement la segmentation de l'œuf; après quoi l'organisme s'allonge grâce à l'activité d'une zone d'accroissement subterminale. Si l'on se refuse à forcer les faits, c'est à peu près la seule ressemblance fondamentale que l'on puisse reconnaître entre les deux groupes, en ce qui concerne la genèse des différentes régions du corps.

CHAPITRE II

FORMATION DES SEGMENTS POSTCÉPHALIQUES

1. — Apparition des trois premiers segments du péréion et des trois paires de maxillipèdes.

L'accroissement en longueur de l'embryon et la différenciation des nouveaux somites peuvent être observés dans des conditions particulièrement favorables chez les Isopodes. Dans ces Crustacés, en effet, l'extrémité caudale du corps ne subit pas de flexion ventrale et ne se réfléchit pas d'arrière en avant ; à aucun moment la lame embryonnaire ne cesse d'être tout entière étalée, et directement visible, à la surface même de l'œuf, le telson s'éloignant graduellement de l'extrémité antérieure ; la zone germinative forme dans cette lame une simple bande transversale, de position subterminale. En réalité il n'est pas très exact de dire, comme on le fait d'ordinaire, que cette zone d'accroissement donne naissance à toute la partie postnauplienue du corps, car elle ne fournit pas la totalité des tissus des nouveaux segments. Il est probable que tout leur matériel mésodermique provient bien des mésotéloblastes ; mais, sans parler du tube digestif, dont la paroi épithéliale et glandulaire se forme exclusivement aux dépens de tissus primaires, l'épiderme ne provient pas tout entier des ectotéloblastes. Ceux-ci ne donnent que l'ectoderme de la face sternale (avec le système nerveux qui en dérive) et celui des appendices ; mais l'épiderme de la portion tergale des somites sera essentiellement fourni par la multiplication d'éléments préexistants, appartenant au réseau épithélial plus ou moins lâche qui enveloppe le sac vitellin.

Chez les Mysidacés, l'extrémité postérieure de la lame embryonnaire se replie ventralement, comme chez les Décapodes, ce qui détermine la formation d'une papille caudale, dirigée

d'arrière en avant. Mais la zone germinative consiste, ici encore, en une simple bande transversale d'ecto- et mésotéloblastes, située tout entière sur la face interne ou ventrale de la papille, dont la face externe est en partie formée par un simple diverticule du sac vitellin. Peu avant le moment où les téloblastes cessent de fonctionner, l'extrémité du corps se déplie et s'étend en arrière, en déchirant les enveloppes de l'œuf ; une plus grande quantité de vitellus est comme injectée dans la papille caudale et l'embryon se trouve alors à peu près dans les mêmes conditions que celui des Isopodes, les files de cellules de la lame embryonnaire apparaissant dans leur ensemble avec la plus grande netteté. Ici encore l'assise génératrice ne fournit directement que la paroi ventrale des somites postnaupliens, avec les appendices correspondants, le corps de l'embryon presque tout entier, y compris le pléon, se trouvant recouvert dorsalement par le sac vitellin (le telson seul fait exception).

Les choses semblent se présenter bien différemment chez les Palémoninés, et il est sans doute permis de dire chez tous les Décapodes. Ici, l'assise génératrice ne forme plus une simple bande transversale, exclusivement ventrale ; elle entoure d'un anneau complet l'extrémité libre du corps, une grande partie de cet anneau apparaissant sur la face externe de la papille caudale (fig. XIV, p. 124). On pourrait donc s'attendre à la voir engendrer directement, dès le moment où elle entre en activité, non seulement la partie ventrale, mais encore la partie dorsale de chacun des segments successifs du péréion et du pléon. En réalité, il faut distinguer deux phases dans la genèse des segments postcéphaliques ; c'est seulement dans la deuxième phase, quand se forme le pléon, que les cloisonnements des téloblastes fournissent simultanément parois dorsale et ventrale ; nous verrons au contraire que, dans la formation du péréion, les divisions de l'ensemble de l'anneau téloblastique ne donnent directement, pour chaque somite, que la paroi sternale avec les appendices.

C'est au moment où les ébauches des maxilles II sont devenues bien reconnaissables que les premières divisions se produisent dans la zone d'accroissement. Le phénomène semble commencer un peu plus tôt du côté ventral, où l'on voit d'abord quelques téloblastes se diviser isolément (pl. IV, fig. 28 b), pré-

ludant en quelque sorte au fonctionnement d'ensemble de l'assise génératrice. Lorsque le bourgeonnement est en pleine activité, bien que les mitoses des divers éléments ne soient pas synchrones, il semble cependant que l'on puisse reconnaître, pour l'ensemble des téloblastes, une succession de phases d'activité et de phases de repos. Il faut faire exception pour les deux cellules-mères ectodermiques qui se touchent sur la ligne médiane dorsale; de taille notablement plus petite, elles paraissent fréquemment se diviser à contre-temps, et on peut les trouver en mitose alors que toutes les autres initiales sont à l'état quiescent (pl. II, fig. 15).

L'intercalation de nouveaux tissus entre la zone germinative et les segments de l'embryon primaire a pour premier effet de déterminer un allongement de la papille caudale, dont le bord libre s'étend de plus en plus vers l'avant et commence à recouvrir le segment des mandibules. Sur sa face externe, on voit l'anneau des téloblastes s'écarter rapidement de la base (fig. XV, et pl. II, fig. 14 et 15). Il n'en est pas tout à fait de même, au début, sur la face ventrale, qui était formée en majeure partie, nous le savons, par des éléments primaires représentant la sternite du segment des maxilles II. Devant l'envahissement des nouveaux tissus, ces éléments se trouvent d'abord refoulés au fond de la fente sternale, puis viennent s'incorporer à la lame embryonnaire proprement dite, en se disposant immédiatement en arrière, et dans le prolongement direct, du segment des maxilles I. Les éléments secondaires ne font donc tout d'abord que repousser devant eux des tissus préexistants, auxquels ils se substituent. Il en résulte que, au début du moins, l'anneau des téloblastes s'écarte moins vite de la base de la papille sur la face interne que sur la face externe, et subit une sorte de mouvement de bascule; primitivement contenu dans un plan très oblique (pl. II, fig. 13; fig. XIV, p. 124), il tend à se disposer peu à peu dans un plan transversal par rapport à l'axe longitudinal de l'extrémité libre du corps (pl. II, fig. 15).

Si l'on examine la face externe de la papille, on voit que, presque dès leur point d'origine, les files cellulaires longitudinales qui sortent des téloblastes dorsaux ne sont pas exactement parallèles à l'axe (fig. XV, *s.*). C'est que cette face présente une forme générale trapézoïdale et devient de plus en plus large à

mesure qu'on se rapproche de la base d'insertion ; les nouveaux tissus sont par suite incapables d'en couvrir toute la largeur, et cela d'autant plus qu'ils s'éloignent davantage du niveau où ils ont pris naissance. Aussi voit-on les files de cellules former deux faisceaux divergents, qui s'écartent progressivement de la ligne médiane, où ils laissent subsister un petit massif de tissus primaires (fig. XV, *p.*), reconnaissable à la disposition irrégulière

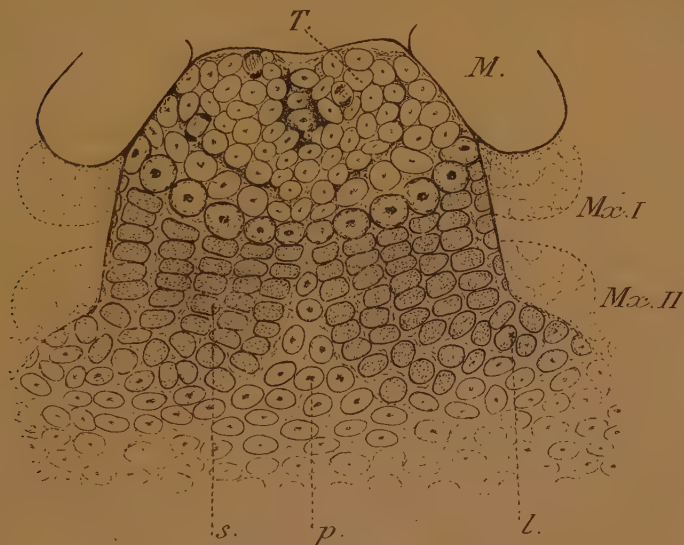


Fig. XV. — *Leander serratus*, début du fonctionnement de la zone germinative (stade de la fig. 14, pl. II) ; chacun des ectotéloblastes a bourgeonné 8 ou 9 éléments ectodermiques secondaires, *s.* ; *p.*, lame postérieure et dorsale d'ectoderme primaire ; *t.*, amas cellulaires latéraux de la base de la papille caudale ; *T.*, telson ; *M.*, *Mx. I*, *Mx. II*, ébauches des mandibules et des deux paires de maxilles. G. = 320.

de ses éléments. Arrivées au niveau où la papille s'épanouit brusquement en une large base, les deux lames de cellules d'origine téléblastique, venant heurter en quelque sorte le bord postérieur de l'aire embryonnaire, sont obligées de s'incurver sur les côtés. Dans chacune d'elles, les courants cellulaires qui sortent des différents téléblastés, après s'être écoulés d'avant en arrière, en demeurant parallèles les uns aux autres, deviennent irréguliers au point où se produit le rebroussement, puis se brisent définitivement ; il se produit un brassage de leurs éléments,

qui se groupent en deux amas, à droite et à gauche, au niveau où la papille caudale se détache de la lame embryonnaire (fig. XV, *l.*, et pl. II, fig. 15).

Ce niveau correspond à peu près à l'emplacement primitivement occupé par les ébauches des maxilles II; celles-ci ont été refoulées plus en avant et perdent désormais toute relation avec la papille, en même temps que le sternite qui leur correspond. A ce moment, la lame embryonnaire, c'est-à-dire la portion de l'embryon qui se trouve étalée à la surface même du vitellus, correspond donc rigoureusement à l'ensemble de la face ventrale du céphalon. La papille caudale renferme en puissance tous les segments du péréion et du pléon; au stade actuellement réalisé, et à ce stade seulement, on pourrait lui donner le nom, employé par les anciens auteurs, de *repli thoraco-abdominal*.

Les deux groupements cellulaires que nous avons vus se constituer à la base de la papille sont largement séparés l'un de l'autre, bien qu'ils proviennent du bourgeonnement d'une rangée continue de téloblastes dorsaux. A leurs dépens s'organiseront les appendices du premier péréionite; la paroi sternale de ce segment a été fournie d'autre part, sur la face interne de la papille, par la partie ventrale de l'anneau des téloblastes; par contre son tergite n'est pas encore représenté. Puis, les deux amas cellulaires latéraux sont peu à peu délogés de leur position, et doivent céder la place aux nouveaux arrivants, sans cesse proliférés par la zone germinative; ils se déplacent le long du bord postérieur de l'aire embryonnaire et viennent se disposer en avant de l'insertion de la papille, où ils s'organisent immédiatement en une paire d'ébauches convexes, à contours bien accusés (pl. II, fig. 15); ce sont les rudiments des *maxillipèdes I* (*m_{xp}. I*).

La forme de la papille caudale se modifie à mesure qu'elle s'allonge; elle se montre à présent élargie au niveau de la zone germinative et s'atténue graduellement vers l'arrière (pl. II, fig. 15 et 16). Par suite, les deux faisceaux de cellules engendrés par les téloblastes dorsaux, au lieu de s'écarter l'un de l'autre dès leur origine, restent tout d'abord contigus, et même se compriment mutuellement sur la ligne médiane, de sorte qu'une portion de plus en plus grande de la paroi dorsale

se trouve entièrement formée par des tissus secondaires; ils divergent seulement lorsqu'ils atteignent l'extrémité proximale, qui correspond à un brusque élargissement. Là, les files de cellules se disloquent en pénétrant dans les deux massifs basilaire latéraux, dont les éléments, constamment renouvelés, passent dans la lame embryonnaire et produisent successivement les ébauches des *maxillipèdes II*, puis celles des *maxillipèdes III* (pl. II, fig. 16, *mxp. II-III*).

*
* *

Les ébauches des trois paires de maxillipèdes apparaissent donc d'une façon très régulière, les unes à la suite des autres, se disposant en une série continue en arrière de celles des maxilles. Les éléments des sternites correspondants se sont trouvés refoulés eux aussi, d'abord d'avant en arrière, le long de la face interne de la papille caudale, puis d'arrière en avant dans la lame embryonnaire. Celle-ci s'accroît donc par son extrémité postérieure, grâce à l'adjonction de nouveaux matériaux qui lui arrivent à la fois des parois dorsale et ventrale de la papille. Tandis que le fond de la fente sternale demeure à peu près fixe, l'extrémité antérieure de l'embryon se trouve reportée de plus en plus loin vers l'avant et se rapproche du pôle antérieur de l'œuf.

La formation successive des rudiments des trois paires de maxillipèdes se fait dans un espace de temps relativement très court. Dans des œufs pondus au début de l'été et dans lesquels la durée totale du développement embryonnaire est d'un mois environ, il faut près de quinze jours pour que l'embryon primaire achève de se différencier; les téloblastes entrent à ce moment en activité, et, au bout de deux jours environ, tous les maxillipèdes sont présents. Aussi est-il rare de trouver, dans les femelles ovigères capturées à la grève, des œufs renfermant un embryon muni seulement d'une paire ou de deux paires de ces appendices.

Dès que les maxillipèdes ont apparu, l'embryon possède, à l'état d'ébauches, tous les appendices caractéristiques de la larve *Zoca* des *Caridea*. Il survient alors une période d'arrêt dans la formation des membres successifs, et les suivants ne

commenceront à s'ébaucher que beaucoup plus tard. Antennes I et antennes II, les premières simples, les secondes profondément divisées, s'allongent, d'abord suivant une direction oblique, d'avant en arrière et de dedans en dehors (pl. II, fig. 15); puis, une fois atteinte une certaine taille, elles continuent à s'accroître suivant une direction longitudinale, d'avant en arrière (fig. 16), et viennent recouvrir le bord externe des maxilles et, plus tard, des différents maxillipèdes. Les mandibules consistent toujours en deux grosses proéminences indivises.

Quant aux appendices suivants, on peut bientôt se rendre compte que, contrairement aux antennes, ils se dirigent en réalité d'arrière en avant et de dehors en dedans. Tandis que leur partie postéro-externe reste largement confluyente avec la surface de la lame embryonnaire, l'extrémité opposée s'en détache peu à peu et devient de plus en plus saillante : elle représente l'extrémité distale. En outre, on voit bientôt apparaître sur chacun d'eux un lobe arrondi, qui s'individualise de plus en plus nettement (fig. XVII 1, p. 190). Aux maxilles II et aux trois paires de maxillipèdes, il correspond à l'exopodite, et dès ce moment le membre présente la structure biramée typique, une portion basilaire, le *sympodite* (*S.*), portant latéralement une branche externe, l'*exopodite* (*Ex.*), et se continuant dans une branche interne, l'*endopodite* (*En.*) Aux maxilles I, par contre, j'ai pu me convaincre, en suivant le développement ultérieur, que ce lobe latéral représente en réalité l'endopodite; ces appendices, en effet, ne portent jamais d'exopodite chez les *Palaemoninae*, contrairement à ce qui se passe chez les *Caridea* plus primitifs comme *Atyaephyra Desmaresti* (fam. des *Atyidae*); tout le reste du membre appartient en réalité au sympodite, qui se renfle du côté distal et interne en un gros lobe masticateur, d'abord indivis.

Les limites des différents sternites sont bien marquées sur la lame embryonnaire, et, dans les coupes longitudinales, la segmentation apparaît d'une façon particulièrement nette, grâce aux masses ganglionnaires qui se sont différenciées, aux dépens de l'ectoderme, dans chacun des somites successifs; ceux-ci apparaissent même bientôt comme autant de bandes transversales légèrement saillantes, séparées par des sillons de plus en plus accentués (pl. V, fig. 32 a et 33 a).

2. — Évolution de la partie du corps située en arrière des maxillipèdes. Définition de l'embryon prozoéen.

Par le jeu des téloblastes, la papille caudale s'est allongée en même temps que la lame embryonnaire ; son accroissement a même été un peu plus rapide, si bien que son extrémité distale commence à recouvrir le bord postérieur du labre (pl. II, fig. 16) ; en dehors du telson, sa paroi est entièrement formée par des tissus d'origine téloblastique. Peu après le moment où ont apparu les derniers maxillipèdes, tous les éléments secondaires qui entrent dans la constitution de la papille caudale demeurent désormais sur place et cessent d'émigrer dans la lame embryonnaire ; l'ensemble de la papille représente alors exactement l'*abdomen*, ou *pléotelson*. Les éléments qui proviennent de la partie ventrale de l'anneau des téloblastes fournissent la paroi ventrale définitive des différents segments du pléon ; ceux qui proviennent des téloblastes dorsaux donnent directement la paroi dorsale de ces mêmes segments.

Sur sa paroi ventrale, on voit bientôt le pléon se subdiviser, par une série de constriction, en un certain nombre de bandes transversales saillantes, qui correspondent aux différents pléonites (pl. V, fig. 32 a et 33 a). Ceux-ci s'individualisent successivement à partir de la base de la papille. Les cinq premiers forment des bandes relativement étroites, resserrées dans un espace qui s'étend peu au delà de la moitié proximale de l'*abdomen*. Le dernier, c'est-à-dire le sixième, qui s'étend jusqu'au telson, et comprend la zone germinative, est beaucoup plus développé ; il s'allonge encore bien davantage par la suite, les téloblastes continuant, pendant un certain temps encore, à se diviser et à bourgeonner de longues files de cellules par leur face antérieure. L'alignement régulier de ces cellules s'efface peu à peu dans la partie basilaire du pléon, les divisions commençant à se faire dans des directions quelconques et l'accroissement des différents somites ne se produisant plus que par multiplication cellulaire interstitielle. Ce n'est qu'à un stade beaucoup plus avancé que la segmentation s'étendra jusque sur la face dorsale.

Le sternite des maxillipèdes III n'est séparé du premier

pléonite que par un très court intervalle ; les tissus intercalés entre ces deux segments n'occupent qu'une aire étroite à l'extrémité postérieure de la lame embryonnaire et au fond même de la fente sternale (pl. V, fig. 32 a, x) ; ils représentent les matériaux qui serviront à édifier les cinq derniers sternites du péréion, avec leurs appendices. La plus grande partie du péréion n'existe donc encore qu'à un état tout à fait rudimentaire, et il va sans dire que l'on n'y distingue aucune trace des cinq paires de pattes de l'adulte.

Dès ce moment se trouvent nettement constituées, dans l'embryon, toutes les parties du corps qui sont bien différenciées et fonctionnelles, dès l'éclosion, dans la larve *Zoea*. Chez celle-ci, en effet, toute la partie postérieure du péréion ne se trouve qu'à un état fort peu avancé de développement, une masse commune insegmentée pouvant représenter un plus ou moins grand nombre de somites successifs ; en arrière des maxillipèdes, qui sont les organes actifs de la natation, on trouve seulement deux ébauches, qui représentent les deux paires de chélipèdes. L'abdomen, par contre, très allongé et formé d'une série d'articles mobiles, est un puissant organe musculueux, qui joue un rôle important dans la locomotion et dans l'équilibration. Intercalée entre la région antérieure du corps et le pléon, la partie postérieure du péréion est restée à un état embryonnaire et n'achèvera sa différenciation qu'au cours de l'évolution larvaire ultérieure. En somme, au stade où nous sommes parvenus, l'embryon est exactement l'ébauche d'une *Zoea* ; tous les segments et appendices qui caractérisent essentiellement cette larve y sont déjà représentés et bien individualisés ; ils n'auront plus qu'à s'accroître et à achever leur différenciation. Aussi donnerons-nous à l'embryon ainsi constitué le nom d'*embryon prozoéen*.

CHAPITRE III

LE SAC VITELLIN ET LA PLAQUE APICALE. DESTRUCTION D'UNE PARTIE DE L'ECTODERME EXTRAEMBRYONNAIRE.

Pendant que s'organise l'embryon prozoéen, des modifications importantes se produisent dans la paroi du sac vitellin. Cette paroi consiste à présent en un assemblage de cellules ectodermiques superficielles largement contiguës entre elles, très aplaties, et formées d'une mince pellicule de protoplasme légèrement renflée seulement au niveau du noyau. L'examen des œufs *in toto*, après coloration à l'hémalun, montre que le nombre des noyaux du revêtement ectodermique périvitellin s'est considérablement accru, depuis le moment où l'aire embryonnaire primitive s'est constituée, par concentration de la plupart des éléments du blastoderme (comparer les fig. 4 à 7, pl. I, à la fig. XVI); mais, sauf au voisinage immédiat de l'embryon, où ils sont toujours plus denses, ils se montrent, jusqu'à un stade assez avancé, sensiblement équidistants, et distribués d'une façon uniforme et homogène à la surface du vitellus.

Cet état d'équilibre est rompu à peu près au moment où les ébauches des maxilles et des maxillipèdes commencent à prendre l'aspect de petits appendices bilobés. Au milieu du champ primitivement uniforme des noyaux, une concentration se produit, qui prend naissance en avant du bord antérieur de la lame embryonnaire, et à une faible distance de ce bord; elle dessine sur la face ventrale de l'œuf une bande transversale en forme de croissant, plus épaisse au voisinage de la ligne médiane, et dont les extrémités s'atténuent graduellement sur les côtés (fig. XVI 1 et 2). Au moment où il fait son apparition, ce croissant est situé à peine en avant de l'équateur de l'œuf. Au fur et à mesure que la lame embryonnaire s'allonge, il pro-

gresse lui-même vers le pôle antérieur, et tend à se transformer en un cercle, ses deux extrémités se rapprochant graduellement l'une de l'autre sur la face dorsale ; elles finissent par rejoindre une seconde accumulation cellulaire, plus massive,

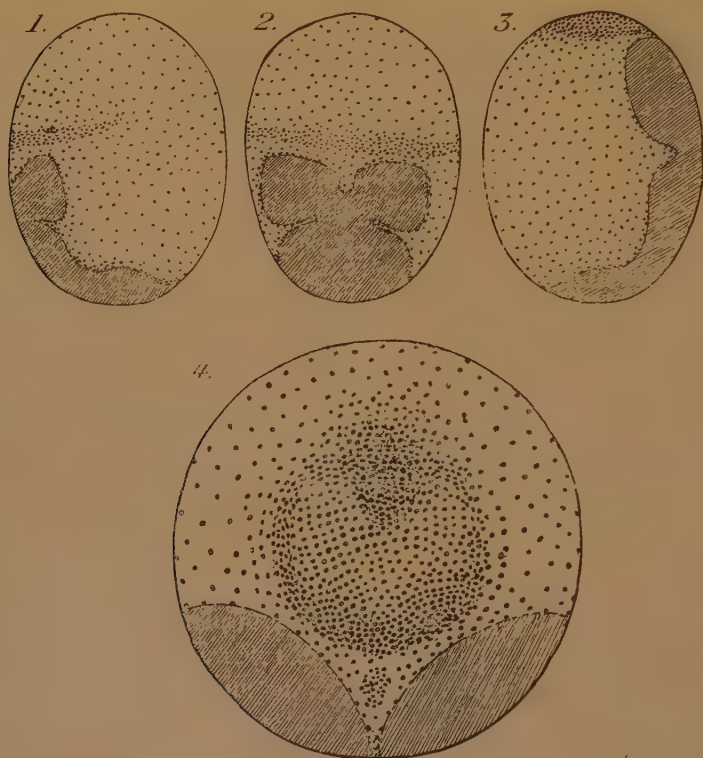


Fig. XVI. — Formation de la plaque apicale. 1 et 2, embryon prozoéen très jeune de *Leander squilla* (stade de la fig. 16, pl. II). 3 et 4, embryon prozoéen plus âgé de *L. serratus* (stade de la fig. 33, pl. V) ; l'œuf est vu en 4 par son pôle antérieur. En 1, 2, 3, G. = 64 ; en 4, G = 104.

à contours à peu près ovalaires, qui a pris naissance au voisinage immédiat du pôle, par rapport auquel elle occupe cependant une position légèrement dorsale. Le tout est alors assez comparable à une bague avec son chaton (fig. XVI 4). L'ectoderme qui se trouve compris à l'intérieur de cette bague est d'ailleurs beaucoup plus dense que celui qui forme tout le reste de la paroi du sac vitellin ; il en résulte que l'ensemble se pré-

sente à première vue sous l'aspect d'une plaque, à peu près circulaire, qui recouvre le pôle antérieur de l'œuf. Elle apparaît avec une grande netteté après coloration à l'hémalum (fig. XVI 3) ; elle forme une grosse tache blanche à la surface du vitellus jaune-brun sur les œufs simplement fixés et non colorés ; elle se montre sous l'aspect d'une petite calotte transparente sur les œufs examinés *in vivo*. Etant donnée sa position, nous la désignerons désormais sous le nom de *plaque apicale*.

Dans les stades ultérieurs, cette plaque s'estompe peu à peu, tandis que persiste un autre groupement cellulaire, mince et allongé, apparu un peu plus tardivement sous l'aspect d'un étroit raphé, qui court le long de la ligne médiane dorsale.

Si, sur un œuf coloré à l'hémalum, on détache la plaque apicale, avec une faible partie des matériaux vitellins sous-jacents, pour l'examiner directement par transparence, on voit que les cellules ectodermiques y sont fortement comprimées par pression réciproque, surtout au niveau de l'épaississement dorsal, et, dans une plus faible mesure, au milieu du croissant primitif ; immédiatement au-dessous, le vitellus se montre parsemé d'innombrables petits corps chromatiques, de toutes dimensions, qui résultent manifestement de la fragmentation d'un certain nombre de noyaux. Sur les coupes (pl. V, fig. 33 a et b), on reconnaît qu'il existe à ce niveau une calotte protoplasmique relativement épaisse. Au centre de la plaque, les cellules prennent une forme cubique, avec un noyau à peu près sphérique (fig. 33 b, en haut). Au niveau de l'épaississement dorsal, elles sont beaucoup plus serrées et s'allongent dans une direction radiale ; un certain nombre d'entre elles se trouvent même poussées peu à peu au-dessous de la surface et pénètrent dans le vitellus (partie médiane de la figure 33 b). Là, leur cytoplasme se désagrège, et le noyau se disloque, libérant une plus ou moins grande quantité de granules, dont l'affinité pour les colorants basiques paraît d'abord accrue, puis va s'atténuant peu à peu ; quelques éléments présentent des signes de dégénérescence avant même d'avoir abandonné la surface. Les produits de la désintégration des cellules diffusent à une certaine distance dans le vitellus, qui prend alors une faible teinte violacée après action de l'hématoxyline, et mettent en jeu le chimiotactisme des vitellophages les plus proches, qui se trouvent attirés.

*
* *

L'aspect général et la position de la plaque apicale ne sont pas partout exactement les mêmes que chez *Leander serratus* ou *L. squilla*, auxquels s'applique plus particulièrement la description qui précède ; mais le processus aboutit toujours à la destruction de la plupart des éléments superficiels condensés à ce niveau, et à l'adjonction aux réserves vitellines des matériaux inertes qui en proviennent. J'ai pu observer notamment ce processus chez un Palémon d'eau douce à gros œufs, le *P. Lenzi* de Man, qui habite le cours inférieur du Congo. Certains des individus que possèdent les collections du Muséum portent des œufs renfermant un embryon prozoéen plus avancé que celui de la fig. 16, pl. II, et se trouvant à peu près au même stade que celui de la fig. 33 a, pl. V. Ces œufs mesurent environ $\frac{2 \text{ mm. } 7}{2 \text{ mm.}}$. La plaque apicale, bien développée, s'y montre subdivisée en deux parties : la première forme une grosse tache située un peu ventralement par rapport au pôle antérieur ; les éléments y sont particulièrement denses et tendent à se disposer d'une façon assez régulière suivant une série de cercles concentriques ; elle est en outre munie de quinze à dix-huit prolongements rayonnants qui lui donnent un aspect étoilé. La deuxième a à peu près la forme d'un T, dont la base s'insère sur le bord antérieur de la première ; le point qui correspond exactement au pôle se trouve sur la branche longitudinale du T, dont la branche transverse occupe par suite une position légèrement dorsale. En outre, de l'extrémité postérieure de l'œuf se détache un raphé longitudinal, dorsal et médian, qui, vers l'avant, se subdivise en deux branches de façon à dessiner un Y.

C'est au centre de la tache étoilée, et surtout au point de rencontre des deux branches du T, que les phénomènes de dégénérescence cellulaire atteignent leur maximum d'intensité. Contrairement à ce qui se passe dans les Palémoninés à petits œufs, les cellules de la plaque apicale ne se compriment pas au point de s'allonger perpendiculairement à la surface, et l'on ne voit pas d'éléments pénétrer entiers et à peu près intacts dans le vitellus. Les cellules régressent et atteignent un stade avancé

de désintégration alors qu'elles sont encore tout à fait superficielles. On voit généralement la chromatine se condenser en une seule grosse masse, qui se brise en fragments de dimensions et de forme variable ; ou bien le noyau prend l'aspect d'une vésicule remplie d'un liquide clair où flottent quelques grains chromatiques, qui sont mis plus tard en liberté par rupture des parois. Tous ces débris nucléaires se dispersent dans le vitellus, ou plus exactement dans un liquide albumineux complexe, résultat du mélange des substances vitellines et des produits de la destruction plus ou moins avancée du cytoplasme. Des plages entières de cellules superficielles peuvent entrer simultanément en dégénérescence, ce qui fait apparaître momentanément des lacunes plus ou moins étendues dans le revêtement ectodermique primitivement continu de la plaque. Il est vraisemblable que des courants d'échanges s'établissent, au niveau de ces lacunes, entre le contenu du sac vitellin et le milieu extérieur, la perméabilité de la couche superficielle du deutoplasme se trouvant probablement accrue, du fait des changements qui se sont produits dans sa composition chimique et dans ses propriétés physiques. Une partie des substances de déchet accumulées dans l'œuf peuvent être expulsées, tandis qu'en même temps il y a sans doute irruption d'eau.

Les modifications qui surviennent dans l'état physico-chimique du deutoplasme au-dessous de la plaque apicale peuvent déterminer une rupture de l'équilibre colloïdal de ses matériaux, et c'est là probablement l'origine du phénomène assez inattendu que j'ai observé dans un cas (pl. V, fig. 35 a et b), à savoir la formation, au sein des matériaux inertes du sac vitellin, à une faible distance au-dessous de la surface, de deux *irradiations astériennes* parfaitement nettes. Ces deux asters, qui ont été rencontrés successivement dans la série des coupes, sont assez rapprochés l'un de l'autre. L'un d'eux (fig. 35 a) est entièrement contenu dans la masse, légèrement teintée en violet par l'hématoxyline, que forme le mélange intime des matériaux vitellins primitifs et des matériaux également inertes qui proviennent de la désintégration des cellules ectodermiques ; il exerce une action répulsive sur les nombreux débris nucléaires avoisinants, qui se disposent suivant une surface sphérique tout autour du centre de l'irradiation. L'autre est en majeure

partie contenu dans du deutoplasme qui ne paraît pas modifié et que les réactifs colorants ne permettent pas de différencier du reste des réserves vitellines.

L'idée se présente à l'esprit d'une comparaison avec la production d'asters accessoires dans le cytoplasme des œufs que l'on incite à se développer parthénogénétiquement. Dans les œufs d'Oursins traités par la méthode de LÖEB, l'action de la solution hypertonique intervient à un moment où la membrane est perméable aux sels; d'après HERLANT (1918), ces sels viendraient s'accumuler en certains points, et, après retour dans l'eau de mer normale, chacun de ces points « salés » constituerait un centre d'attraction pour l'eau extérieure et serait susceptible de devenir le centre d'une irradiation astérienne. On sait en effet, surtout depuis CHAMBERS, que, dans la partie centrale de l'aster et dans les rayons qui en émanent, les colloïdes protoplasmiques sont à l'état de sol. Les images astériennes observées dans le sac vitellin de l'embryon prozoéen, chez *Palaemon Lenzi*, se réalisent à un moment où une certaine quantité d'eau pénètre dans l'œuf, grâce à la diffusion dans le vitellus périphérique des produits de la cytolyse des éléments superficiels au niveau de la plaque apicale; il est possible que cette eau soit retenue de préférence en certains points, où se sont accumulés soit des produits de déchet, soit des substances chimiques à structure relativement simple, nées de la dissociation des albuminoïdes protoplasmiques. Il est possible aussi que ces asters se soient formés à l'origine autour de fragments provenant de la dislocation des cellules ectodermiques, de même que, dans les œufs de Grenouille traités par le procédé de BATAILLON, on voit des asters accessoires prendre naissance autour des restes des éléments du sang ou de la lymphe qui ont été inoculés par la piqure. Enfin, il n'est pas interdit de supposer qu'ils ne préexistaient pas dans l'œuf vivant et qu'ils n'ont apparu dans le deutoplasme qu'au moment de la pénétration du liquide conservateur dans lequel a été plongé le Crustacé après sa capture. La formation de telles irradiations astériennes, non plus dans du cytoplasme vivant, mais dans un complexe de substances albuminoïdes inertes, ne doit pas nous surprendre outre mesure, puisque depuis longtemps on a réalisé artificiellement des images plus ou moins comparables, en faisant agir

sur différents colloïdes un certain nombre d'agents physiques ou chimiques¹.

*
* *

Des formations analogues à la plaque apicale des Palémoninés se rencontrent probablement chez tous les Décapodes. HERRICK (*in* BROOKS and II., 1892) a vu chez *Alpheus Sauleyi* une « dorsal plate », au niveau de laquelle les cellules ectodermiques s'enfoncent dans le vitellus et dégèrent. Il l'a observée seulement sur des coupes longitudinales et n'a pas suivi sa genèse en examinant directement en surface la paroi du sac vitellin ; elle serait située exactement à l'opposé de l'embryon. D'après la figure qu'il en donne (pl. XLVI, fig. 153), elle occupe en réalité, comme chez *Leander* ou *Palaemon*, le pôle antérieur de l'œuf, c'est-à-dire le pôle opposé à celui que recouvre l'extrémité postérieure de l'aire embryonnaire ; elle ne semble apparaître également que chez l'embryon prozoéen.

KINGSLEY (1887), confirmé en cela par WELDON (1892), a vu se former sur le sac vitellin du *Crangon*, un « dorsal organ » (pl. II, fig. 19) ; il consiste en un amas de vingt à trente cellules, qui, au lieu d'être aplaties et largement étalées à la surface du vitellus comme les cellules avoisinantes, se compriment mutuellement et prennent un aspect colonnaire, en s'allongeant dans le sens radial, « as though an invagination were taking place ». Cet organe apparaît presque à l'opposé de la bouche, lorsque l'embryon se trouve à un stade nauplien relativement peu avancé, par conséquent à un stade bien antérieur à celui où se forme la plaque apicale des Palémoninés et des Alphéidés ; il n'est plus visible par la suite, mais les deux auteurs précités ne donnent aucun renseignement sur le mécanisme par lequel se fait sa disparition.

ISHIKAWA (1885), en examinant *in toto*, après fixation, les œufs de *Xiphocaridina compressa*, a vu à un stade plus précoce encore, tout au début de la formation de l'ébauche embryonnaire (pl. XXVI, fig. 53), une grande *area* protoplasmique circulaire, apparaissant comme une large tache blanche à la sur-

(1) Voir notamment l'article de A. PRENANT : Théories et interprétations physiologiques de la mitose (*Journ. Anat. Physiol.*, XLVI, 1910).

face du vitellus ; elle est située immédiatement en arrière de l'aire blastoporique, et on la retrouve encore, dans la même position, lorsque l'embryon est parvenu au stade *nauplius* (pl. XXVI, fig. 61). L'auteur l'interprète d'une façon au moins inattendue et la considère comme l'ébauche de la carapace !

HERRICK (1895) a vu quelque chose d'analogue chez *Homarus americanus*, où il trouve en arrière d'un embryon assez avancé, déjà pourvu d'un certain nombre d'appendices postnaupliens, un gros amas cellulaire arrondi. BUMPUS (1891) figure, dans la même espèce, un tractus protoplasmique longitudinal qui prolonge en arrière l'ébauche embryonnaire et se termine par une portion renflée ; dans certains de ses dessins, un tractus protoplasmique paraît également se détacher de la partie antérieure de l'embryon et se renfler en avant ; ou bien l'embryon paraît entièrement encerclé d'une bande blanchâtre.

Il est probable que toutes ces formations, qui résultent d'une condensation locale des cellules périvitellines, aboutissent, en certains points du moins, à la dégénérescence de leurs éléments constitutants, dont les débris sont ensuite incorporés à la masse des réserves nutritives. On les a homologuées à l'*organe dorsal*, ou aux organes dorsaux, qui se développent dans la paroi du sac vitellin, toujours en dehors de la lame embryonnaire, chez la plupart des Malacostracés du groupe des *Peracarida*. On sait que (voir notamment : NUSBAUM und SCHREIBER, 1898), sous son aspect le plus typique, cet organe consiste en un disque épithélial de cellules ectodermiques, qui s'invagine dans le vitellus ; les éléments invaginés se dissocient presque immédiatement, ou bien la paroi de la cavité paraît fonctionner momentanément à la façon d'une glande excrétrice ; mais, même dans ce dernier cas, ses cellules dégèrent tôt ou tard. Chez les Amphipodes, des cellules migratrices intravitellines viennent s'insinuer entre les éléments glandulaires et contribuent à hâter leur dislocation. Nous avons admis, dans le cas des Palémoninés, qu'une partie des produits de déchet accumulés dans le vitellus pouvait être éliminée et diffuser au dehors au niveau de la plaque apicale. Il est probable que, même chez les Amphipodes, où l'organe dorsal ressemble à une petite glande, ses éléments ne se différencient pas véritablement en cellules excrétrices ; déjà frappés de dégénérescence, ils laisseraient simplement filtrer

les *excreta* solubles à travers leur protoplasme en voie de désintégration. Ce début de cytolyse, ne se traduisant d'abord par aucune modification visible, expliquerait d'ailleurs fort bien l'afflux des éléments amiboïdes, qui viennent activer la désagrégation et la disparition de l'organe.

On a cherché, naturellement, à voir dans l'organe dorsal de l'embryon de certains Malacostracés la réapparition temporaire d'un organe ancestral. On l'a comparé notamment, et c'est l'assimilation qui paraît de prime abord la plus naturelle, à la glande nucale des Branchiopodes. Certains auteurs se sont livrés à son sujet aux spéculations les plus fantaisistes. Pour JAWORSKI, par exemple, les deux organes dorso-latéraux de certains Péracarides seraient les vestiges des poumons des Arachnides, que l'auteur regarde comme les ancêtres des Crustacés ! D'après ULIANIN (1881), qui a étudié l'organe dorsal des Amphipodes, il est peu douteux que cette formation représente la glande coquillière des Mollusques, ce qui démontre que Crustacés et Mollusques dérivent d'une souche commune, dont les Placophores actuels ne doivent pas être fort éloignés ! Ajoutons que les cellules migratrices qui sont attirées au-dessous de l'organe ont été considérées par lui comme des éléments qui se détachent de ses parois, et il voit dans ce phénomène l'origine de l'endoderme. Ce serait là, pour ULIANIN, un exemple fort curieux d'un organe rudimentaire ancestral ayant acquis de nouvelles fonctions !

*
* *

Lorsqu'on suit, chez *Leander*, la série des processus qui aboutissent à la formation de la plaque apicale, on a l'impression qu'ils sont peut-être en grande partie déterminés par de simples causes mécaniques actuelles. L'embryon prozoéen s'agrandit très rapidement ; son accroissement en surface ne peut évidemment se faire qu'au détriment de la surface occupée par le revêtement ectodermique périvitellin, qui, par suite, se trouve soumis sur tout son pourtour à des poussées tangentielles d'intensités inégales et de directions diverses ; ne pouvant se plisser, il est obligé de se contracter et de s'épaissir. Comme l'accroissement de l'embryon se traduit avant tout par un rapide allongement le long de la face ventrale de l'œuf, le sac vitellin

se trouve fortement comprimé dans la région comprise entre les lobes ophthalmiques et le pôle antérieur ; c'est là, nous l'avons vu, que se produit précisément la première condensation, suivant une bande transversale ventrale (fig. XVI, 1 et 2) ; tout en progressant, elle refoule devant elle les éléments les plus antérieurs, qui viennent finalement s'accumuler au pôle. Le bord postérieur de l'embryon s'étend lui aussi, bien que d'une façon beaucoup plus lente, en empiétant peu à peu sur la face dorsale ; il détermine donc également une poussée dirigée d'arrière en avant, qui doit contribuer dans une certaine mesure à la condensation, au pôle antérieur, des éléments de la plaque apicale. Enfin, il est possible que la formation du raphé médian soit en relation avec les poussées qui s'exercent de chaque côté, de bas en haut, du fait de l'élargissement graduel de la lame embryonnaire.

Aux points de condensation maxima, les cellules se trouvent placées dans des conditions toutes nouvelles. Primitivement étalées sur le vitellus, avec lequel elles se trouvaient largement en contact, elles ne sont plus en relation avec lui que par une portion restreinte de leur surface. Les échanges s'effectuent dans des conditions de plus en plus défavorables ; les matériaux solubles ne pénètrent plus qu'en quantité minime par la partie profonde de l'élément, et les noyaux, fortement comprimés, allongés radiairement, en assurent de plus en plus difficilement l'assimilation. Les phénomènes de catabolisme prennent rapidement le dessus ; un grand nombre de cellules meurent et se désagrègent, et leurs débris se répandent dans le vitellus.

Les phénomènes sont en somme assez comparables à ce qui se passe chez la plupart des Insectes, au moment où l'embryon sort de la poche amniotique pour s'étaler à la surface. Tandis que l'amnios se dévagine et vient former le revêtement superficiel de l'œuf, en prenant peu à peu la place de la séreuse, celle-ci est refoulée et se condense en une plaque cellulaire qui peut finalement s'invaginer dans le vitellus ; c'est l'origine de l'organe dorsal secondaire des Insectes, dont les éléments dégénèrent de même et sont peu à peu résorbés.

Les choses sont moins simples quand un organe dorsal ou une plaque dorsale apparaissent à des stades très précoces, comme chez *Crangon vulgaris* ou *Xiphocaridina compressa*, ou

bien naissent dans des conditions telles qu'il est difficile d'invoquer un simple refoulement mécanique produit par l'extension en surface de la lame embryonnaire. On sait d'ailleurs que, chez les Insectes, il peut se former un organe dorsal primaire, aboutissant, lui aussi, à la destruction d'un certain nombre d'éléments superficiels, au moment où le blastoderme vient de se constituer à la surface de l'œuf, et avant toute différenciation de l'aire embryonnaire.

Dans tous les cas, il semble que l'œuf renferme à un moment donné des matériaux cellulaires en excès, qui ne trouvent point place dans l'unité morphologique et physiologique que forme l'organisme à l'instant considéré; ils sont rejetés en quelque sorte comme un superflu en dehors du réseau des corrélations qui unissent les différentes parties de l'individu en un tout cohérent, ou du moins ne sont plus rattachés à lui que par des liens extrêmement lâches. Ils constituent des amas, dont le nombre, l'étendue, la forme, la position, peuvent varier dans de larges limites à l'intérieur d'une même famille. Leur forme peut se modifier, souvent ils se déplacent, dans certains cas ils se fusionnent; ils peuvent persister un temps plus ou moins long avant d'être finalement résorbés. Leur variabilité fait un singulier contraste avec la figure rigoureusement déterminée et constante que dessine l'aire embryonnaire dans les différentes espèces d'un même groupe naturel. Même dans les cas où, par suite des conditions locales qui leur sont offertes, ils prennent momentanément l'aspect de petits organites bien individualisés et paraissent remplir des fonctions excrétrices, ce sont en réalité des corps étrangers à l'embryon en voie de développement, et il est tout à fait vain de s'appliquer à y trouver les vestiges de quelque structure ancestrale.

CHAPITRE IV

FORMATION DU MÉSENTÉRON

Ce chapitre pourra sembler de prime abord quelque peu déplacé dans un travail où ne doit pas être envisagée l'organogénèse proprement dite. En réalité, l'étude des processus par lesquels se constitue la paroi épithéliale de l'intestin moyen est difficilement séparable de celle de la genèse des feuilletts embryonnaires. Nous avons bien assisté, au moment où commençait à s'ébaucher l'embryon, à la séparation définitive des éléments cellulaires en deux grandes catégories de tissus. Nous avons vu s'individualiser un *feuillet ectodermique*, formé originellement d'une simple assise de cellules superficielles. Au-dessous, il existe des tissus internes, dont l'ensemble correspond au mésoderme et à l'endoderme. C'est ainsi qu'une lame de tissu sous-ectodermique s'étend sur la face profonde de l'aire embryonnaire ; à la vérité ses contours sont imprécis et changeants ; elle est même discontinue et formée d'éléments épars, qui n'apparaissent pas régulièrement disposés en une assise épithéliale bien définie. Dans la partie postérieure du jeune embryon, elle se renfle en un amas plus dense, le bouchon blastoporique, dans lequel se différencient des téloblastes ; nous savons qu'ils bourgeonneront plus tard de nouveaux tissus destinés à doubler en profondeur la paroi ectodermique des nouveaux segments. A l'ensemble de cette couche de cellules sous-ectodermiques nous pouvons donner, sans trop de difficulté, le nom de *feuillet mésodermique* ; elle fournira surtout les tissus conjonctifs et musculaires qui s'intercalent entre l'ectoderme et le revêtement épithélial du tube digestif.

Par contre, il est impossible de trouver quoi que ce soit, dans les stades jeunes, qui puisse être qualifié d'emblée, à coup sûr, de *feuillet endodermique*, du moins si l'on conserve à ce

terme de « feuillet » son sens morphologique étroit. La fente archentérique qui semblait marquer le début de la formation d'un archentéron régresse peu après son apparition, et nulle part on ne voit de groupement cellulaire dans lequel se dessine l'ébauche d'une paroi épithéliale interne. Sommes-nous en droit, tout au moins, de considérer comme représentant l'endoderme l'ensemble des éléments qui occupent dans l'œuf une situation plus profonde que le mésoderme ?

La question se pose immédiatement de savoir quels sont au juste les éléments qui, par leur différenciation ultérieure, jouent le même rôle que le feuillet interne de l'embryon tel qu'il apparaît dans les cas les plus typiques de gastrulation par embolie, où un *archentéron* donne directement naissance à la paroi épithéliale de l'intestin moyen. Cette étude doit donc apporter un complément indispensable aux chapitres relatifs à la différenciation des tissus primordiaux de l'embryon ; elle nous permettra d'autre part de mieux justifier le qualificatif d'endodermiques attribué aux seuls vitellophages, à l'exclusion des cellules qui ont subsisté dans la partie profonde du bouchon blastoporique, considéré comme appartenant tout entier au mésoderme. Il importe de tracer à grands traits l'histoire de ces deux catégories d'éléments.

1. — Évolution des vitellophages ; formation de la paroi provisoire du mésentéron.

Nous étudierons tout d'abord l'évolution des *vitellophages*, puisqu'aussi bien ils dérivent d'éléments qui ont été poussés en profondeur avant ceux qui subsistent en fin de compte au niveau de l'ancien blastopore. Nous savons qu'ils pénètrent individuellement dans le vitellus, où ils se déplacent, grâce à leurs mouvements amiboïdes, en demeurant complètement indépendants les uns des autres. Tout en digérant les réserves nutritives, ils s'éloignent lentement de l'aire blastoporique, si bien qu'on les trouve répartis dans un espace de plus en plus grand (pl. III, fig. 23 a ; puis pl. IV, fig. 24 a). Les contours des balles vitellines, c'est-à-dire des zones d'influence qu'ils s'étaient délimitées au sein des matériaux deutoplasmiques (voir : 1^{re} partie, chap. VI, 2), ne tardent pas à s'estomper et à devenir indis-

tinets. Vers la fin du stade *nauplius* les vitellophages se montrent distribués d'une façon à peu près uniforme à l'intérieur de l'œuf ; ça et là, un certain nombre d'entre eux dégénèrent, et leurs noyaux se dissocient en nombreuses granulations chromatiques (pl. IV, fig. 28 a).

Dès ce moment, un grand nombre de vitellophages ont déjà atteint la périphérie du vitellus. Là, ils deviennent moins mobiles et leur aspect se modifie (fig. 28 b) ; les pseudopodes se rétractent, tandis que s'accroît corrélativement la masse cytoplasmique périnucléaire, d'où ne se détachent plus que quelques prolongements gros et courts. Le noyau prend une forme moins irrégulière, devient globuleux et plus clair ; sa chromatine est moins condensée et moins colorable ; primitivement distribuée d'une façon assez homogène, elle est surtout répartie à présent dans un gros caryosome central bien individualisé et dans une série de granulations périphériques.

Ces vitellophages d'aspect particulier se montrent surtout nombreux directement au-dessous de l'embryon (fig. 28 b). Il existe là une couche particulière, qui se colore faiblement en violet par l'hématoxyline et semble établir comme une transition entre le corps même de l'embryon et les réserves nutritives sous-jacentes. Au milieu d'une sorte de réticulum cytoplasmique on distingue deux sortes de noyaux : les uns, plus petits, ovoïdes, accolés à la lame embryonnaire, appartiennent à des cellules mésodermiques ; les autres, plus gros, vésiculeux, et situés à un niveau un peu plus profond, appartiennent à des vitellophages. Dans cette zone abondent les granulations ou taches plus ou moins basophiles, dues à la désagrégation d'un certain nombre d'éléments, les uns mésodermiques, les autres de provenance endovitelline. Cet ensemble est comparable, au moins par son rôle fonctionnel, sinon par l'origine de ses éléments, au *syncytium vitellin* des gros œufs téloblastiques des Sélaciens, des Reptiles ou des Oiseaux ; ce syncytium remplit les fonctions d'un véritable organe transitoire de digestion et d'absorption, par lequel sont transmis à l'organisme les matériaux assimilables nécessaires à son développement. C'est au stade *nauplius* que le syncytium vitellin est le mieux marqué ; plus tard il s'efface peu à peu, et bientôt il n'est plus reconnaissable, la

plupart des vitellophages qui entraient dans sa constitution se détruisant finalement par chromatolyse.

Lorsque l'embryon primaire a acquis sa constitution définitive, et mieux encore, lorsque commencent à apparaître les tissus secondaires d'origine téloblastique, la plupart des vitellophages qui subsistaient au voisinage du centre de l'œuf s'en éloignent progressivement (pl. IV, fig. 29 a). Puis, dans l'embryon prozoéen, on les trouve disposés suivant une seule assise périphérique (pl. V, fig. 33 a), aussi bien au-dessous de l'aire embryonnaire qu'au-dessous de la paroi ectodermique du sac vitellin ; on n'en voit plus qu'un très petit nombre çà et là dans la région centrale. Leur nombre total ne paraît pas avoir sensiblement augmenté depuis le moment où ils étaient uniformément répartis à l'intérieur de l'œuf, bien qu'on les voie fréquemment se multiplier par division directe ; c'est que beaucoup d'entre eux ont été détruits en cours de route, frappés de dégénérescence chromatolytique.

Chacun des vitellophages périphériques se délimitant une zone d'influence dans le vitellus sous-jacent, on voit celui-ci se diviser en un certain nombre de pyramides radiaires, dont les sommets viennent se fusionner dans une masse centrale commune : ce sont les « pyramides vitellines secondaires » de quelques auteurs. Pour éviter toute confusion, notamment avec les pyramides sous-blastoporiques, que nous avons vues se produire au moment de la pénétration dans l'œuf des derniers éléments du mésenchyme intravitellin, nous leur donnerons le nom de *pyramides vitellines mésentériques*. Chacune d'elles renferme à sa base une énergide, qui est un ancien vitellophage migrant, et dont le cytoplasme, en majeure partie condensé autour du noyau et formant seulement de courts prolongements, n'occupe qu'un espace relativement restreint. L'ensemble donne assez bien l'illusion d'une assise épithéliale formée de gros éléments et enveloppant une cavité archentérique remplie de vitellus. En réalité il n'y a là qu'un *pseudo-épithélium*, car les éléments de cette assise sont indépendants les uns des autres, et les limites des segments vitellins qui leur correspondent ne sont nullement comparables à des limites cellulaires ; nous verrons qu'il ne s'agit en somme que d'une ébauche transitoire de la paroi du mésentéron. Ces énergides sont d'ailleurs capables de

reprendre à l'occasion leur ancienne mobilité, d'émettre de longs pseudopodes et de se déplacer; c'est ce qui arrive par exemple quand leur chimiotactisme est sollicité par la présence, aux alentours, d'éléments cellulaires en voie de désintégration; le fait est particulièrement net au-dessous de la plaque apicale (pl. V, fig. 33 b).

2. — La « lame endodermique » des auteurs. Opinions diverses sur la première différenciation du mésentéron.

Contrairement à ce que l'on serait tenté d'admettre de prime abord, le pseudo-épithélium formé par les éléments vitellins périphériques ne fournit pas directement l'épithélium définitif de l'intestin moyen en se transformant de lui-même, d'une façon graduelle et régulière dans toute son étendue. La première différenciation de la paroi définitive du mésentéron se manifeste, en effet, en une région très localisée, à la base de la papille caudale, au point où le proctodéum, après avoir traversé une certaine épaisseur de tissus, arrivera au contact du vitellus, sur la face profonde de l'aire embryonnaire. Elle se produit d'ailleurs à un moment où les vitellophages sont encore disséminés à l'intérieur de l'œuf et ne sont pas encore venus se ranger à la périphérie. Elle consiste en l'apparition d'une lame épithéliale, d'extension d'abord très réduite, qui s'applique sur la partie postérieure de la masse vitelline : c'est la « lame endodermique » (« Entodermplatte », « endodermal plate ») de beaucoup d'auteurs; sans préjuger pour le moment de sa nature, nous pourrions la désigner simplement sous le nom de *lame intestinale primitive* (pl. IV, fig. 29 b et 30 a *i. m.*). Nous verrons comment les énergides endovitellines les plus proches viennent s'accoler à ses bords et comment le nouveau tissu se développe, en s'adjoignant, au cours de sa progression, les énergides qu'il rencontre à la base des pyramides vitellines nouvellement formées; chacune de ces énergides contribue à son tour, en se multipliant, à l'extension de l'épithélium intestinal, qui enveloppe ainsi graduellement le vitellus, d'arrière en avant.

Il est donc incontestable que les vitellophages, ceux du moins qui n'ont pas été détruits par cytolysé dans le vitellus, sont utilisés finalement à la formation de l'épithélium glandulaire de

l'intestin moyen. Mais que représente exactement, à son origine, la lame intestinale primitive, où s'est déclanché le processus de différenciation?

Parmi les auteurs qui l'ont décrite ou figurée, soit chez les *Caridea*, soit chez d'autres Décapodes présentant le même type de développement, les uns ne se sont pas préoccupés de son origine ; la plupart des autres la considèrent comme résultant de la confluence d'un certain nombre d'éléments endovitellins. C'est ainsi que chez *Alpheus*, d'après HERRICK (*in* BROOKS and H., 1892), elle serait formée par des éléments migrants amiboïdes provenant de l'intérieur du vitellus ; ils viendraient s'agencer en une assise de grosses cellules épithéliales, qui s'intercale entre le vitellus et l'ébauche du cœur, au voisinage de la paroi du corps. Chez *Maia verrucosa*, d'après CANO (1893 b), tandis qu'une partie des vitellophages se portent à la périphérie, d'autres restent, pendant un certain temps encore, au centre de l'œuf ; ce sont eux qui viendraient vraisemblablement former plus tard la lame endodermique. Enfin nous savons que, d'après WELDON (1892), tous les éléments qui se sont invaginés au niveau du blastopore seraient endodermiques : chez le *Crangon*, il voit certaines cellules se détacher du bouchon blastoporique pour se porter vers l'avant, et, après un court trajet accompli dans le vitellus, venir édifier ventralement, au contact de la lame embryonnaire, la première ébauche du plancher épithélial de l'intestin moyen ; c'est dans la région des mandibules et des antennes II qu'apparaîtrait pour la première fois une assise endodermique assez bien définie. Il ressort des figures de WELDON que le prétendu endoderme est surtout constitué, en réalité, par du mésoderme, auquel se mêlent peut-être quelques vitellophages, l'ensemble formant une couche assez comparable au syncytium vitellin que nous avons décrit chez *Leander* au-dessous de l'embryon nauplien (pl. IV, fig. 28 b). Si l'auteur s'est complètement mépris sur ce point, c'est qu'il n'a pas poursuivi ses observations au delà du stade *nauplius* et n'a pu suivre par conséquent la destinée réelle des différents éléments internes.

D'autre part, certaines descriptions pourraient laisser croire que cet épithélium est en réalité d'origine proctodéale, et par suite, bien que les auteurs n'en tirent pas eux-mêmes expressément cette conclusion, que le mésentéron est en partie, ou même

en totalité, de provenance ectodermique. Chez *Crangon*, d'après KINGSLEY (1889), l'invagination proctodéale viendrait tout d'abord se terminer en cul-de-sac, au contact direct du vitellus (pl. I, fig. 37). Elle s'ouvre plus tard, et les bords de l'ouverture se prolongent en une lame qui embrasse la partie postérieure de la masse vitelline (pl. I, fig. 42) ; cette lame, qui correspond exactement à la « lame endodermique » classique, Kingsley la regarde comme une expansion de l'épithélium proctodéal. Il ne s'est pas rendu compte d'ailleurs qu'elle était le point de départ de la différenciation graduelle de la paroi de l'intestin moyen ; il nous expose en effet comment les cellules endodermiques, primitivement éparpillées dans le vitellus, se multiplient et se groupent en un certain nombre de lames épithéliales qui forment trois paires de lobes (les lobes de l'hépatopan-créas), tout d'abord isolés les uns des autres ! Inutile de dire que les observations de Kingsley sont sur ce point, comme sur tant d'autres, tout à fait erronées, que le mésentéron ne résulte pas de l'union tardive d'un certain nombre de tronçons épithéliaux épars, et que sa paroi tout entière, avec ses différents lobes, est dès l'origine en continuité parfaite avec la « lame endodermique », à partir de laquelle elle s'organise progressivement.

ROULE, chez *Leander serratus* (1896) nie l'existence des cellules migratrices endovitellines ; il ne les a vues, ni au moment où elles sont disséminées dans tout le vitellus, ni au moment où elles viennent former une assise périphérique ; il a bien observé que le corps de l'embryon, qui est à l'état syncytial, émet par sa face profonde des prolongements pseudopodiques, ou des papilles protoplasmiques nucléées, qui peuvent parfois s'isoler sous forme de cellules vitellines ; mais ces éléments restent au voisinage immédiat de l'embryon et n'ont aucune importance génétique particulière. L'épithélium de l'intestin moyen, qui enveloppe peu à peu les réserves vitellines, provient de la prolifération d'éléments qui appartiennent à l'extrémité profonde du tube proctodéal. Si l'on admet que le proctodéum est formé de tissus ectodermiques, le mésentéron lui aussi serait donc tout entier ectodermique. Cette conclusion n'est pourtant pas formulée par l'auteur ; c'est que, d'après sa description, le proctodéum se formerait, chez *Leander*, suivant un procédé tout à fait exceptionnel. Il apparaîtrait, à un stade avancé du dévelop-

pement, sous la forme d'un tube qui se creuse d'emblée suivant l'axe de l'ébauche abdominale, dans l'épaisseur du syneytium plurinucléé qui la constitue ; non seulement il ne provient pas d'une invagination de l'assise cellulaire superficielle, mais il n'a, au début, aucune relation avec la surface ; du côté proximal, il s'ouvre dans le vitellus ; du côté distal, il se termine avant d'atteindre l'extrémité du corps ; ce n'est qu'ultérieurement que le tube s'allonge peu à peu et finit par s'ouvrir au dehors. Il est évident que, dans ces conditions, il n'y aurait aucune raison pour le qualifier d'ectodermique.

Or, nous avons établi déjà qu'en réalité le proctodéum apparaît très tôt, dans le jeune embryon nauplien, dès que le champ anal ou telson commence à s'individualiser, et qu'il est produit par une invagination de l'ectoderme. Par suite, s'il est vrai que la lame intestinale primitive est fournie par la prolifération de l'extrémité profonde du proctodéum, une partie au moins du mésentéron serait, chez les *Caridea*, d'origine ectodermique. Voyons si l'observation scrupuleuse des faits autorise ou non une telle conclusion.

3. — Évolution du proctodéum et formation de l'ébauche épithéliale mésodermique de l'intestin moyen.

Le proctodéum se montre à peu près en même temps que la fente sternale, par conséquent au moment où commence à s'individualiser la papille caudale ; il consiste tout d'abord en une simple petite fossette, qui se creuse dans l'ectoderme du telson ; elle ne pénètre qu'à une très faible distance dans l'épaisseur des tissus sous-jacents, qui sont constitués, nous le savons, par le bouchon blastoporique (pl. II, fig. 11 à 13 ; pl. IV, fig. 27, f. a., et 28 b). Son évolution ne va pas plus loin pour le moment, et les choses en restent là tant que la zone germinative télolblastique n'est pas entrée en activité.

Au fur et à mesure que la fente sternale s'approfondit, le bouchon blastoporique (B. bl.) se trouve peu à peu entièrement englobé dans la papille caudale, dont il constitue à peu près toute la masse interne, à l'exclusion de tout élément vitellin inerte ; au lieu de s'enfoncer comme auparavant à l'intérieur de l'œuf (fig. 24 à 27), il forme désormais une partie saillante de l'aire

embryonnaire, et sa base, qui correspond à l'insertion de la papille, dessine une surface incurvée dont la concavité regarde le vitellus (fig. 28 b). Le cercle des mésotéloblastes, qui s'est différencié à ses dépens, divise cet amas cellulaire en deux portions : l'une est située au-dessous de l'ectoderme de la face externe de la papille, et prendra, au cours du développement, une position de plus en plus nettement distale ; elle forme définitivement le mésoderme du telson, dans lequel se trouve enchâssée la fossette proctodéale ; l'autre est recouverte par la majeure partie du revêtement ectodermique ventral de la papille ; on peut la considérer comme contenue tout entière dans le segment des maxilles II ; nous savons en effet que ce segment forme, avec le telson, l'extrémité libre du corps, réfléchie d'arrière en avant sur la lame embryonnaire.

L'entrée en jeu de l'assise génératrice marque non seulement l'apparition des tissus secondaires, et par conséquent de la série des segments postcéphaliques, mais c'est elle qui paraît fournir le stimulus nécessaire à la différenciation de l'épithélium du mésentéron et au développement du proctodéum. Lorsque les tissus jeunes, d'origine téloblastique, allongent dans la papille caudale leurs files régulières de cellules, les éléments du mésoderme primaire se trouvent scindés d'une façon définitive en deux groupements, l'un distal, l'autre proximal, qui s'écarteront de plus en plus l'un de l'autre. Le premier, qui appartient au telson (T., fig. 29 c), s'éloigne graduellement de la base de la papille. Quant au groupement proximal, une partie seulement de ses cellules, situées ventralement, se trouvent refoulées par les tissus de nouvelle formation jusque dans la lame embryonnaire, en même temps que la portion correspondante de l'ectoderme ; elles constituent le matériel mésodermique définitif du segment des maxilles II, qui est peu à peu exclu de la papille et vient se disposer en arrière de celui des maxilles I. Mais la plupart sont simplement reportées dans une situation un peu plus dorsale, en dehors du trajet suivi par les files d'éléments secondaires, qui, après avoir contourné la fente sternale, s'en vont édifier dans la lame embryonnaire la paroi ventrale des segments du péréion. Une part importante des éléments de l'ancien bouchon blastoporique subsiste donc tout en arrière de l'embryon, à la base de la papille caudale (pl. IV,

fig. 29 b et c), au-dessous du petit îlot d'ectoderme primaire que nous avons vu persister à la même place, sur la ligne médiane dorsale. A ce niveau, les courants cellulaires qui descendent des mésotéloblastes dorsaux, au-dessous de la face externe de la papille, se comportent comme ceux qui sont engendrés sur la même face par les ectotéloblastes (fig. XV, p. 141, et pl. II, fig. 15) ; ils se partagent en deux faisceaux divergents, qui s'écoulent à droite et à gauche, puis viennent fournir le mésoderme des appendices en voie de formation dans la lame embryonnaire.

Ce massif cellulaire, bien visible sur les coupes longitudinales (pl. IV, fig. 29 b et c), présente une partie antérieure élargie, qui s'engage dans la papille caudale, où elle se trouve en contact avec les tissus secondaires, et une partie postérieure, qui devient de plus en plus mince et qui s'insinue en arrière entre le vitellus et l'ectoderme primaire. Sur la face qui regarde le vitellus, on voit la plupart des éléments médians se disposer en une assise régulière, qui prend peu à peu l'aspect d'une petite lame épithéliale ; par son bord antérieur elle touche à la zone axiale de la papille, tandis que sa partie postérieure est tangente à l'ectoderme dorsal. Les limites cellulaires apparaissent avec une grande netteté, et les différents éléments, étroitement accolés, prennent une forme prismatique ; dans chacun d'eux, le noyau est relégué contre la face la plus éloignée du vitellus, et le cytoplasme apparaît vaguement strié, après coloration à l'hématoxyline. Il s'est formé un véritable épithélium, qui offre quelque peu l'aspect d'un épithélium glandulaire : c'est la *lame intestinale primitive* (« lame endodermique » des auteurs), qui représente la première différenciation du mésentéron (pl. IV, fig. 29 b, *i. m.*).

J'ai pu me convaincre, par l'examen de nombreuses préparations, que cet épithélium n'est certainement pas formé par l'afflux et la concentration d'éléments migrants endovitellins. D'autre part, au moment où il apparaît, il n'a aucune relation avec le proctodéum, qui commence à peine à s'allonger et n'est pas encore parvenu à son contact. Il ne peut faire aucun doute qu'il s'est différencié sur place, aux dépens d'éléments qui appartenaient au bouchon blastoporique et n'ont pas cessé de demeurer en connexion avec la face profonde de l'aire embryonnaire.



L'ébauche du proctodéum se met à bourgeonner peu après l'entrée en jeu des téloblastes, mais le processus ne consiste pas en un approfondissement graduel de l'invagination primitive et se montre bien différent de celui qui donne naissance à l'intestin antérieur. Les dimensions de la fossette proctodéale, qui correspond à l'anūs, ne se modifient pas sensiblement, et le bourgeonnement, qui part du fond de cette fossette, aboutit à la formation d'un tractus plein, qui s'étire et s'allonge suivant la zone axiale de la papille caudale; ce n'est pas un tube épithélial, c'est un amas syncytial compact, où aucune limite cellulaire n'est visible (pl. V, fig. 31 a). Ce tractus, après avoir traversé le mésoderme primaire du telson, vient s'insinuer dans l'étroite cavité centrale, plutôt virtuelle que réelle, qui existe au centre du manchon de mésoderme secondaire engendré par l'anneau des mésotéloblastes (pl. IV, fig. 29 b); il paraît s'accroître surtout par son sommet, où les mitoses sont particulièrement fréquentes.

Lorsque le sommet du cordon proctodéal arrive à la base de la papille caudale, il cesse de s'allonger et se met en relation avec le bord antérieur de la lame intestinale primitive. En outre, sitôt ce contact établi, il se creuse en entonnoir, par simple écartement de ses cellules (pl. IV, fig. 30 a, et pl. V, fig. 31 b); puis, le processus se propage, et l'ébauche proctodéale, primitivement pleine, acquiert peu à peu une lumière, la cavité axiale se formant progressivement à partir de l'extrémité profonde, pour venir finalement s'ouvrir au dehors, dans la fossette anale. En réalité, cette cavité est de plus en plus étroite à mesure que l'on s'éloigne du vitellus et n'est plus que virtuelle vers l'extrémité de l'abdomen, au voisinage de l'anūs, où ses parois restent accolées par suite de l'aplatissement dorso-ventral du proctodéum (pl. V, fig. 32 a et 33 a).

Quoi qu'il en soit, le cordon plein primitif s'est transformé en un tube, dont la paroi comprend une seule assise de cellules épithéliales prismatiques; il représente l'intestin postérieur, dont la différenciation s'achève peu avant le moment où l'embryon prozoéen est définitivement constitué. On peut distinguer

dans sa genèse deux épisodes bien distincts : croissance et différenciation ; et il est remarquable que ces deux processus se produisent suivant deux directions exactement opposées. Le début de l'allongement du bourgeon proctodéal paraît être en relation avec le début de l'activité fonctionnelle des téloblastes ; quant à la différenciation de l'ébauche syncytiale en un tube épithélial, elle paraît être déclanchée au moment où se fait le contact avec l'épithélium de la première ébauche du mésentéron. La continuité qui s'établit dès ce moment entre les deux tissus donne aisément l'illusion que cette lame résulte d'une simple expansion du bord postérieur et dorsal de l'ouverture du proctodéum dans le vitellus.

4. — Développement de la paroi épithéliale définitive du mésentéron.

L'épithélium intestinal qui s'est différencié sur place, aux dépens d'éléments de l'ancien bouchon blastoporique, ne forme qu'une lame de dimensions restreintes, située sur la ligne médiane dorsale, au voisinage du pôle postérieur de l'œuf ; sa face antérieure ne tarde pas à s'excaver et dessine alors une sorte de gouttière (pl. V, fig. 31 c), qui prolonge vers le haut, et dorsalement, le tube proctodéal. C'est à partir de ses bords que va se développer graduellement tout le reste de la paroi épithéliale de l'intestin moyen.

La première ébauche de cette paroi devra donc étendre considérablement sa surface. Or, les éléments autochtones qui la constituent tout entière au début ne participent que dans une très faible mesure à cet accroissement. On les voit bien se diviser sur le pourtour de la lame, mais très tôt ces divisions avortent et les phénomènes de caryocinèse n'aboutissent plus qu'à une rapide chromatolyse ; il apparaît bien un fuseau, et même le plus souvent une plaque équatoriale plus ou moins nette, mais, au moment de l'anaphase, les noyaux-fils n'arrivent pas à s'organiser ; leur chromatine se pulvérise d'emblée en un nuage de fines granulations, ou bien elle se condense d'abord en quelques mottes compactes, qui ne tardent pas à se désagréger. On voit un certain nombre de ces mitoses aborti-

ves sur la fig. 29 c, pl. IV, qui montre une coupe sagittale latérale passant par l'un des bords de la lame.

Le bourgeonnement des éléments périphériques de la lame intestinale primitive semble bien présager son expansion graduelle autour du vitellus ; mais ils échouent dans leur tentative ; comme tous les autres éléments de la face profonde de l'embryon, ils semblent incapables de subir des mitoses normales et de se multiplier, dès qu'ils se trouvent en contact par une large surface avec le vitellus. Ils sont alors suppléés par des éléments étrangers, dont l'existence antérieure s'est déroulée au sein même des réserves nutritives, qui sont nettement différenciés depuis longtemps comme éléments trophiques, et semblent par suite mieux *préadaptés* à fournir une paroi épithéliale grandulaire. Ces éléments sont les *vitellophages*, qui, dès le début de leur migration centrifuge, se sont portés en plus grand nombre à l'arrière de l'œuf, à droite et à gauche du plan médian, sur les côtés de la lame intestinale primitive (pl. IV, fig. 29 c et 30 b). Peut-être attirés, grâce à leur chimiotactisme, par les produits de cytolyse qui diffusent autour de cette lame, les vitellophages les plus proches viennent s'accoler à ses bords, où ils perdent leurs caractères de cellules amiboïdes mobiles et se transforment en cellules épithéliales fixes. Pendant, ou immédiatement après cette transformation, un certain nombre d'entre eux dégénèrent, soit d'emblée, soit au moment où ils esquissent une division ; la plupart, cependant, se montrent capables de s'adapter à leurs nouvelles conditions, et se juxtaposent en une assise épithéliale en continuité parfaite avec celle de la lame primitive. Cette assise s'accroît rapidement, non seulement par multiplication de ses éléments constitutants, mais par l'apport d'éléments nouveaux, qui viennent se fusionner avec elle au fur et à mesure que ses bords progressent à la périphérie du vitellus.

Le nouvel épithélium ne se développe pas tout d'abord dans le plan médian, mais seulement à droite et à gauche de la lame intestinale primitive, à laquelle il forme deux larges expansions latérales (pl. V, fig. 31 c et d). Par suite, le bord supérieur de la lame, tangent à l'ectoderme dorsal, reste momentanément libre, et certains de ses éléments montrent encore des mitoses abortives, suivies de dégénérescence chromatolytique. Cela per-

met de distinguer, dans une coupe longitudinale perpendiculaire au plan de symétrie et passant exactement par ce bord (fig. 31 d), ce qui appartient à l'épithélium primitif, autochtone, et ce qui appartient aux tissus d'origine endovitelline, qui le prolongent sur les côtés; ces derniers, en effet, ne montrent pas de caryocinèses, car leurs éléments continuent à se multiplier par *division directe*, comme le faisaient les cellules migratrices d'où ils proviennent.

C'est une idée fréquemment exprimée que la division directe se rencontre, chez les Métazoaires, soit dans des éléments en voie de dégénérescence, soit dans des cellules âgées, ou bien arrivées au terme de leur évolution et incapables de nouvelles différenciations. C'est ainsi qu'on l'observe chez la plupart des Insectes, dans les vitellophages, que l'on représente comme des éléments étroitement spécialisés dans une fonction déterminée, et dont le rôle unique consiste à digérer la provision de nourriture emmagasinée dans l'œuf; ils dégénèrent par la suite et sont finalement résorbés; leur fonction digestive les rendrait inaptes à venir constituer plus tard l'épithélium de l'intestin moyen (LÉCAILLON). Dans les cas où cet épithélium est formé, au moins en partie, par des éléments endovitellins (*Lepisma*, *Libellula*), ceux-ci se montrent moins nettement différenciés et semblent se multiplier normalement, par division indirecte, comme les autres cellules embryonnaires. La plupart des *Percarida* paraissent se comporter sous ce rapport de la même façon que la majorité des Insectes; chez eux également, les vitellophages, après avoir assuré la nutrition de l'embryon aux dépens des réserves, ne prennent aucune part à la formation du mésentéron. Nous avons vu qu'il en est tout autrement chez les *Caridea*; bien que les vitellophages soient nettement différenciés en vue de la digestion des matériaux vitellins et se multiplient, en conséquence, par division directe, si un grand nombre d'entre eux dégénèrent, les autres se montrent capables de s'organiser finalement en une assise épithéliale, où ils continuent d'ailleurs à se diviser par amitose.

Les deux expansions latérales de l'épithélium intestinal périvitellin prennent peu à peu la forme de deux lames concaves; elles sont bien visibles sur les coupes sagittales latérales, où elles semblent isolées dans le vitellus (pl. V, fig. 32 c); elles

représentent le fond des deux lobes postérieurs de la cavité du mésentéron, aux dépens desquels s'édifiera l'hépatopancréas. Quant à la partie médiane de cet épithélium, celle qui correspond à la lame intestinale primitive, nous savons qu'elle affecte la forme d'une gouttière (fig. 31 c), qui se continue dans la cavité axiale du proctodéum. Cette disposition s'accroît peu à peu; les bords de la gouttière se rapprochent et finissent par se rejoindre en avant, ce qui donne naissance à un court segment tubulaire, qui prolonge directement l'intestin postérieur et s'évase légèrement dans le vitellus (fig. 32 a et b, *I. m.*).

Peu après, les vitellophages affluent au voisinage du plan médian et se mettent à édifier en avant de ce segment tubulaire, aussi bien ventralement que dorsalement, les parois de la cavité centrale du mésentéron. L'épithélium qu'ils constituent par leur association est remarquable par le fait que tous les éléments renferment dans leur cytoplasme distal, à l'opposé du noyau, une grosse inclusion graisseuse (fig. 34 b). Lorsque le bord de l'assise épithéliale en voie de prolifération approche de l'un des vitellophages contenus dans la partie basilaire des pyramides vitellines, celui-ci est attiré; il allonge ses pseudopodes, et se met en route pour aller au-devant du tissu auquel il doit s'incorporer; avant de l'atteindre, il capture dans le vitellus une gouttelette de graisse, qu'il conserve à l'état d'enclave une fois qu'il a rétracté ses prolongements pour se transformer en une cellule épithéliale fixe. Des inclusions analogues apparaissent d'ailleurs également dans les cellules des lobes latéraux du mésentéron, qui n'en renfermaient point jusqu'alors (fig. 34 a); il est probable qu'ici la graisse s'est régénérée dans le cytoplasme après absorption des produits solubles de la digestion extracellulaire.

Dans la figure 34 b (pl. V), l'épithélium intestinal d'origine endovitelline (*En.*) se distingue aisément, grâce à ses enclaves, de l'épithélium intestinal autochtone, qui en est dépourvu; en outre, le bord supérieur de ce dernier est encore marqué, dans beaucoup de cas, par la présence de débris cellulaires à un état plus ou moins avancé de régression. Par contre il est plus difficile de distinguer où commence exactement l'épithélium ectodermique de l'intestin postérieur; néanmoins, celui qui forme la portion tubulaire de l'intestin moyen (*I. m.*) s'en distingue

assez bien, dans l'ensemble, par ses cellules hautes, à noyau rejeté contre la basale, et à cytoplasme strié ; celles du proctodéum (I. p.), d'abord à peu près cubiques, puis devenant rapidement plus larges que hautes, et où le noyau occupe une position plus centrale, n'offrent à ce moment que les caractères d'un banal épithélium de revêtement (Voir aussi la fig. 32 b).

L'épithélium intestinal se développe, ventralement, sur la face profonde de la lame embryonnaire, à laquelle il transmet directement les produits assimilables qui proviennent de la digestion des réserves. D'autre part, il progresse peu à peu, dorsalement, au-dessous de la paroi du sac vitellin ; mais très tôt un espace, que l'on peut qualifier de blastocœlien, se délimite au voisinage du pôle postérieur de l'œuf, vers la base de l'abdomen, entre le tube digestif et l'ectoderme dorsal ; il vient s'y accumuler un liquide, d'aspect finement granuleux après fixation, qui a transsudé à travers la paroi du mésentéron et représente le plasma sanguin. C'est dans cet espace que se forme le cœur avec le péricarde (fig. 34 a et b, *c.*, *pc.*), aux dépens de cellules mésodermiques éparses, primitivement appliquées contre l'intestin moyen ; elles paraissent provenir des éléments de l'ancien bouchon blastoporique qui ne sont pas entrés dans la constitution de la lame intestinale primitive. Il est probable que ces éléments fournissent encore une partie des tissus conjonctifs de la région postérieure et dorsale du péréion, et peut-être aussi une partie au moins des globules sanguins.

L'enveloppement graduel des réserves nutritives par l'épithélium intestinal ne s'achève qu'à une phase relativement tardive de l'ontogénèse ; chez *L. serratus* et *L. squilla*, il n'est pas encore terminé dans la région antérieure du corps au moment de l'éclosion, de sorte que, jusqu'à la fin de la vie embryonnaire, et même un peu au delà, le stomodéum se termine en cul-de-sac dans le vitellus.

5. — Conclusions et comparaisons. Les feuillets embryonnaires primordiaux et la formation du mésentéron.

Si l'on veut s'en tenir à l'acception rigoureuse du terme, il est impossible de parler de *feuillelet entodermique* chez les Palémoninés ; on ne peut évidemment donner ce nom à l'épithélium

définitif de l'intestin moyen, ni même au pseudo-épithélium que viennent former à la périphérie du vitellus les cellules migratrices internes, puisqu'il ne se montre qu'à un stade déjà fort avancé de l'embryogénèse ; ni l'un ni l'autre ne sont comparables au feuillet interne qui s'individualise immédiatement après la segmentation, pour former la paroi de l'archentéron, dans le développement des œufs relativement pauvres en lécithe.

Nous pouvons néanmoins, sans grand inconvénient, continuer à parler de « feuillet endodermique », étant entendu que nous désignons par là, quel que soit l'aspect sous lequel il se présente, l'un des groupements cellulaires primordiaux qui se différencient de bonne heure, tout au début de l'embryogénèse. A vrai dire, nous avons vu qu'une première différenciation s'ébauche au cours même de la segmentation ; mais c'est seulement lorsque celle-ci a pris fin que l'endoderme commence à se distinguer nettement des autres tissus, non seulement au point de vue topographique, mais encore, et avant tout, par son rôle fonctionnel. Jusqu'ici les phénomènes du développement avaient consisté surtout en une simple fragmentation de l'unique et volumineuse énérgide primitive de l'œuf ; ce travail préliminaire achevé, l'organisme s'accroît, et cela n'est possible que grâce à la spécialisation bien marquée de certains éléments ; ceux-ci se mettent à digérer les réserves, dans une mesure telle qu'ils assurent non seulement leur propre subsistance et leur multiplication, mais encore la vie et la prolifération de tous les autres tissus de l'organisme, qui se trouvent vis-à-vis d'eux dans une étroite dépendance. C'est à l'ensemble de ces éléments trophiques primordiaux que l'on devra réserver le nom de *feuillet endodermique*, qu'ils soient groupés d'une façon ou d'une autre, ou qu'ils soient disséminés dans l'œuf ; ce n'est pas le point de vue morphologique, mais le point de vue physiologique qui doit être avant tout envisagé lorsqu'il s'agit d'établir les homologues des feuillets embryonnaires dans les différents types d'ontogénèse ; lui seul permet de définir l'endoderme d'une façon suffisamment précise, et par conséquent de comparer des choses vraiment comparables.

C'est avec la formation de l'endoderme que se produit véritablement la première division du travail physiologique. Quelles que soient les modifications visibles qu'entraîne le processus

dans la répartition des éléments de la *blastula*, les aspects morphologiques temporairement réalisés n'ont certainement aucune valeur ancestrale ; ils relèvent avant tout de causes actuelles et ne sont pas directement en relation avec la première ébauche du plan structural de l'organisme considéré. Pour reconnaître ce qui est *endoderme*, au début d'une embryogénèse, nous devons seulement rechercher quels sont les éléments dont l'ensemble fonctionne, au moment considéré, comme une véritable *glande digestive*. Nous n'avons donc pas à nous préoccuper de rechercher, pour les qualifier d'endodermiques, quels sont les éléments qui fourniront plus tard l'épithélium de l'intestin moyen ; ce serait commettre là une pétition de principe.

Chez *Leander*, c'est dans l'ensemble des *vitellophages*, disséminés sans aucun ordre dans le vitellus au moment où s'organise la première ébauche de l'embryon, que l'on doit voir l'homologue exact de la paroi épithéliale de l'archentéron qui se produit dans les œufs à gastrulation embolique. Les vitellophages représentent à eux seuls tout l'endoderme, dont la différenciation est même ici particulièrement précise.

*
* *

Le type d'évolution des cellules endodermiques que nous trouvons réalisé chez les Palémoninés est d'ailleurs loin de différer d'une façon tranchée des cas où il se forme d'emblée, par invagination, un sac archentérique, dont la paroi deviendra plus tard celle de l'intestin moyen ; entre les deux types extrêmes nous pouvons trouver, sans sortir du groupe des Décapodes, toute une série d'intermédiaires. C'est ainsi qu'un processus de gastrulation par embolie s'observe chez les *Penæidea*, notamment chez *Leucifer* (BROOKS, 1882), où la segmentation, totale et à peu près égale, donne une *cæloblastula*. Chez *Penæus* (HAECKEL, 1875), la segmentation n'est plus que superficielle et aboutit à une *periblastula* ; on y verrait néanmoins une assise de cellules endodermiques s'enfoncer, non plus à l'intérieur d'une cavité blastocœlienne, mais dans l'épaisseur même du vitellus.

On sait que le même type se retrouve chez l'Écrevisse (REICHENBACH, 1886), malgré la grande richesse en vitellus de ses

œufs. Il se forme encore ici, par invagination, un véritable archentéron, dont la cavité s'accroît à l'intérieur de l'œuf, et qui se porte progressivement jusqu'au-dessous de l'ectoderme, sans que ses cellules perdent à aucun moment leurs connexions. Il ne peut évidemment le faire en refoulant devant lui les réserves nutritives ; à un moment donné, celles-ci commencent à filtrer en quelque sorte à travers la paroi du sac archentérique, à l'intérieur duquel une quantité de plus en plus grande de vitellus se trouve alors secondairement englobée. Dans ce vitellus central apparaissent des pyramides radiaires, qui s'allongent de plus en plus, au fur et à mesure que l'assise endodermique se rapproche de la périphérie. L'opinion classique considère que les cellules de cette assise s'incorporent les matériaux vitellins au cours de leur progression et les accumulent sur leur face interne, de sorte qu'elles prennent une forme de plus en plus allongée, tant que le vitellus compris entre l'ectoderme et l'endoderme n'a pas été absorbé en totalité. A la lumière des faits observés dans la plupart des autres Décapodes, je crois que l'interprétation suivante est plus conforme à la réalité : le vitellus filtre peu à peu *entre* les éléments de l'archentéron et reste tout entier extérieur à eux ; l'apparition des pyramides radiaires ne fait qu'extérioriser le découpage d'une masse deutoplasmique inerte en zones d'influence, soumises chacune à l'action d'une énergide endodermique périphérique. Ces énergides, qui, primitivement, délimitaient une cavité gastrulaire, forment en fin de compte une assise périvitelline, de sorte que le résultat est à peu près le même que chez les Palémoninés.

KORSCHULT et HEIDER (1910) opposent à l'Écrevisse, où le mésentéron se forme « unter Filtration des Nahrungsdotters », la plupart des autres Décapodes, qui se rattachent au « Palæmontypus », caractérisé par le fait que l'intestin moyen se forme suivant le mode décrit tout d'abord par BOBRETZKY (1873), « unter Durchwanderung des Nahrungsdotters ». Mais, parmi les espèces énumérées dans cette deuxième catégorie, on rencontre en réalité des cas assez divers, et quelques-uns permettent d'établir un passage graduel entre le type *Astacus* et le type *Palæmon*. Chez *Homarus*, par exemple, qui est assez proche parent d'*Astacus*, mais où les œufs ont des dimensions beaucoup plus considérables, il n'y a plus de cavité archenté-

rique, et une fossette blastoporique indique seule, en surface, le niveau où l'endoderme prolifère en profondeur. Mais cette prolifération ne produit pas non plus un essaim d'éléments amiboïdes qui émigrent isolément à l'intérieur de l'œuf; elle donne naissance à une sorte de gros bourgeon syncytial, de forme irrégulière, qui s'accroît au sein du vitellus; tandis que les éléments du pourtour digèrent les réserves, les éléments centraux dégénèrent, et la masse interne du bourgeon est peu à peu remplacée par un liquide où flottent d'innombrables débris nucléaires. Les travaux de BUMPUS (1891) et ceux de HERRICK (1895) ne donnent pas de renseignements bien précis sur le sort ultérieur du syncytium endodermique; il semble qu'il se désagrège peu à peu en approchant de la face opposée de l'œuf, et que ses éléments se répartissent finalement en une assise périvitelline.

Chez *Maia verrucosa*, le bourgeonnement sous-blastoporique donne bientôt naissance à des éléments amiboïdes qui émigrent dans le vitellus. Un certain nombre d'entre eux restent centraux; il est probable qu'ils dégénèrent par la suite, et il est certain qu'ils ne prennent nullement part, contrairement à ce que suppose CANO (1893 b), à la formation de la lame intestinale postérieure. Les autres gagnent individuellement la périphérie; mais, tant que dure leur migration centrifuge, ils restent disposés en une seule assise, à peu près sphérique, qui se rapproche de plus en plus de la surface; elle finit par l'atteindre, et des pyramides radiales se produisent alors dans le vitellus. Ici, les intervalles sont trop grands entre les différents vitellophages pour que l'on puisse parler d'une filtration du vitellus à travers une assise endodermique, mais les processus ne sont pas fondamentalement différents de ceux qui ont été décrits chez l'Écrevisse.

Chez *Leander*, nous avons vu, à la suite de BOBRETZKY, que les vitellophages traversent sans aucun ordre toute la masse des réserves, mais viennent cependant se disposer à la périphérie en une assise régulière et donnent lieu à la formation de pyramides vitellines mésentériques. Ils semblent se comporter de la même façon chez *Xiphocaridina compressa* (ISHIKAWA, 1885). Mais déjà chez certains *Caridea* cette dernière phase semble difficilement reconnaissable. Chez *Alpheus*, les cellules migra-

trices paraissent dégénérer en plus grand nombre dans le deutoplasme, et celles qui subsistent ne viennent pas se ranger en un assise bien nette au-dessous de la paroi dorsale du sac vitellin ; les pyramides ne se forment pas, ou bien on n'en distingue ça et là que de vagues indications (HERRICK, *in* BROOKS and H., 1892, pl. XLVII, fig. 154). Chez Crangon, KINGSLEY (1889) ne trouve pas de pyramides mésentériques et ne constate à aucun moment un arrangement régulier des noyaux endodermiques à la périphérie du vitellus. J'ai constaté de même que, dans les gros œufs du *Palæmon Lenzi*, alors qu'il existe un embryon prozoéen même assez avancé, les vitellophages sont répartis sans aucun ordre ; mais on voit qu'ils se portent en nombre à l'arrière de l'œuf, au contact de la lame intestinale primitive. Il n'est pas douteux que, dans tous ces cas, la majeure partie du mésentéron s'édifie encore à leurs dépens.

Enfin, on peut considérer comme cas extrême de cette série celui qui est réalisé chez la plupart des *Peracarida*, où les vitellophages ne prennent plus aucune part à la formation de l'intestin moyen, soit qu'ils dégénèrent en totalité, soit que, comme le croient certains auteurs, ils subsistent en partie pour se transformer en globules sanguins.

*
**

Nous avons établi que, chez les *Caridea*, une partie du mésentéron, celle qui apparaît en premier lieu sous l'aspect de la lame intestinale primitive, ne doit pas son origine aux vitellophages, mais se forme dans un groupe de cellules qui appartient à la partie profonde du bouchon blastoporique ; ces éléments doivent-ils être considérés dès lors comme étant eux aussi de nature endodermique ?

Nous savons que le bouchon blastoporique représente ce qui reste de l'ancien bourgeon de prolifération d'où se sont détachés les vitellophages ; il correspond à la zone de passage qui, dans les cas de gastrulation par embolie, établit au niveau du blastopore le contact entre la paroi endodermique de l'archentéron et le revêtement ectodermique superficiel. Il est formé d'une masse homogène de cellules toutes semblables (pl. IV, fig. 25 à 27 et 28 b), qui ne possèdent nullement les propriétés

physiologiques des vitellophages, et cela est aussi vrai de celles qui touchent au vitellus que de celles qui entreront finalement dans la constitution du telson ; aucun indice ne révèle qu'une digestion des réserves s'exerce au contact de ce tissu ; bien mieux, si quelqu'un de ses éléments vient à faire plus ou moins saillie hors de l'aire embryonnaire et se trouve en contact par une plus large surface avec le vitellus, il est immédiatement frappé de dégénérescence et détruit par cytolysé. Les éléments qui subsistent sur la face profonde de l'aire blastoporique ont donc de tout autres propriétés que les vitellophages ; ils représentent une sorte de réserve de grosses cellules embryonnaires indifférenciées, qui pourront plus tard évoluer dans des sens divers ; avec l'ensemble des tissus sous-ectodermiques, on doit les considérer comme appartenant au mésoderme.

La première ébauche de l'intestin moyen s'organise donc dans le mésoderme. Que l'on n'objecte pas que les éléments les plus profonds du bouchon blastoporique, restés plus longtemps indifférenciés, ont pu acquérir peu à peu des propriétés nouvelles qui les rapprocheraient dans une certaine mesure des vitellophages, et qu'on doit alors les considérer comme étant devenus endodermiques, tout le reste du massif cellulaire dont ils faisaient partie étant devenu définitivement mésodermique. Il ne peut être question d'une différenciation d'éléments endodermiques nouveaux, au moment où prend naissance la lame intestinale primitive, puisque celle-ci ne se montre qu'à un stade très avancé du développement. Il est vrai que l'on parle souvent, chez les Insectes par exemple, d'un *mésendoderme*, qui se différencie tardivement en endoderme et mésoderme. Ce langage me paraît tout à fait irrationnel. Les feuillet embryonnaires semblent être considérés comme des sortes d'entités, chacun d'eux étant rigoureusement prédestiné à fournir tel ou tel tissu ou tel ou tel organe ; suivant les besoins de la cause, et pour faire cadrer les faits avec cette idée préconçue, on dira par exemple que l'individualité de tel feuillet ne se dégage que d'une façon plus ou moins tardive, et l'on recherchera, pour les gratifier après coup du nom d'endoderme, quels sont les tissus qui viennent former la paroi du mésentéron ; dans ces conditions la notion de feuillet embryonnaire n'a plus à mon sens aucune signification bien nette.

Dans tous les cas on peut reconnaître au début de l'embryogénèse deux tissus primordiaux bien définis, et nettement distincts par leur différenciation fonctionnelle : l'endoderme et l'ectoderme ; entre eux s'intercale très tôt un troisième tissu, le mésoderme, qui peut tenir de l'un ou de l'autre, mais ne montre pas encore de différenciation bien accusée. Chez les Insectes comme chez les *Caridea*, ce sont les vitellophages, quelle que soit d'ailleurs leur origine, qui, une fois la segmentation terminée, et à l'exclusion de tout autre tissu, assurent la nutrition du germe ; à eux seuls doit être réservé le nom d'endoderme. Chez la grande majorité des Insectes, le mésentéron est fourni seulement par le mésoderme ; chez les *Caridea*, il est pour une faible part de provenance mésodermique, en majeure partie d'origine endodermique.

Il n'y pas lieu de s'étonner, d'ailleurs, de voir des éléments mésodermiques prendre part à la formation de l'épithélium plus ou moins glandulaire de l'intestin moyen. Ces éléments avaient conservé longtemps des caractères embryonnaires et ne s'étaient pas encore bien nettement spécialisés dans une direction déterminée. Néanmoins, ils ont déjà derrière eux une assez longue existence passée au contact du vitellus, et à l'abri de tout contact direct avec le milieu extérieur ; nous avons vu que ces conditions de vie leur étaient souvent funestes au début ; ils s'y sont accommodés peu à peu, acquérant quelques-unes des propriétés inhérentes aux éléments endovitellins. Il serait beaucoup plus étonnant, par contre, de voir le mésentéron s'édifier à partir d'éléments ectodermiques, et nous avons montré que, contrairement à ce que pourraient laisser croire certaines descriptions, sa première ébauche n'est jamais formée par une expansion du proctodéum.

Un certain nombre d'auteurs ont pourtant soutenu, surtout après les beaux travaux de HEYMONS et de LÉCAILLON, que, chez la plupart des Insectes, l'épithélium de l'intestin moyen provient d'une prolifération des éléments qui constituent le fond du proctodéum et du stomodéum. Cette manière de voir a obtenu un grand succès, auquel le parti-pris, il faut bien le reconnaître, n'a pas été étranger ; elle a été acceptée d'enthousiasme par tous ceux qui combattaient les idées de spécificité et de prédestination ; le mésentéron se formant, non pas à partir

d'un tissu profond, mais bien à partir de l'ectoderme, c'était un coup décisif porté à la théorie des feuilletés. Mais de nouvelles recherches (notamment celles de HIRSCHLER et surtout celles de NUSBAUM et FULIŃSKI) ont montré qu'en réalité le mésentéron tire son origine des éléments internes qui coiffent en quelque sorte le fond des invaginations stomodéale et proctodéale. Il était difficile d'admettre, en effet, qu'il provienne d'éléments ectodermiques appartenant à un simple épithélium de revêtement, et qui se mettraient à bourgeonner dans l'épaisseur de l'œuf en écartant devant eux les éléments profonds préexistants au même niveau. Ces derniers ne sont certes pas prédestinés ; mais, étant donné leurs conditions d'existence antérieures et leurs relations avec la masse des réserves vitellines, ils sont plus aptes à remplir le rôle fonctionnel dévolu aux parois de l'intestin moyen.

Il est probable que chez tous les Décapodes la lame intestinale postérieure, qui représente le premier rudiment du mésentéron, est, comme chez les *Caridea*, d'origine mésodermique. Ce mode de formation est parfaitement reconnaissable même chez l'Écrevisse, sur la belle série de figures qui illustre le mémoire de REICHENBACH (1886). L'assise des gros éléments endodermiques périvitellins ne forme en réalité, ici encore, qu'une enveloppe intestinale provisoire ; l'épithélium définitif de l'intestin moyen se différencie, comme chez les *Caridea*, à partir d'une lame postérieure, l'« Entodermplatte » de l'auteur. Il s'organise peu à peu, en s'étendant graduellement de bas en haut et d'arrière en avant, et en s'incorporant successivement les grosses cellules périphériques, qui s'isolent définitivement du vitellus et donnent naissance à de nombreuses cellules épithéliales plus petites et étroitement accolées. D'où provient ici la prétendue « Entodermplatte » ? Le long du bord antérieur du blastopore, la portion invaginée se montre formée par un amas cellulaire d'où bourgeonne le mésoderme, qui se répand d'arrière en avant, au-dessous de l'ébauche embryonnaire ; cet amas, formé de cellules indifférenciées groupées sans aucun ordre, interrompt la continuité de l'assise régulière des gros éléments endodermiques qui constituent tout le reste de la paroi de l'archentéron ; il persiste au même niveau après la fermeture du blastopore : c'est tout à fait l'homologue du bou-

chon blastoporique des *Caridea*. Un peu plus tard, ce massif mésodermique coiffe exactement l'invagination proctodéale, qu'il sépare du vitellus (R., pl. VII, fig. 50 et pl. VIII, fig. 63). C'est certainement à ses dépens, et non aux dépens des cellules endodermiques les plus voisines, que se forme le premier rudiment de la paroi définitive du mésentéron, qui apparaît précisément au contact de l'extrémité aveugle du proctodéum et qui est donc de nature mésodermique.

KORSCHOLT et HEIDER (1910) opposent aux Décapodes un certain nombre de formes (ce sont surtout des *Peracarida*), où le mésentéron se constitue « unter Umwachsung des Nahrungsdotters », selon le type réalisé par exemple chez *Mysis*. En réalité, chez la plupart au moins des Décapodes, le mésentéron se forme aussi par enveloppement graduel du vitellus. Les vitellophages, même lorsqu'ils viennent se disposer finalement en une assise périphérique, se montrent incapables de s'organiser par eux-mêmes en un véritable épithélium intestinal ; la première différenciation de l'intestin moyen ne peut se faire qu'au contact même de l'embryon, aux dépens de tissus denses qui appartiennent à sa face profonde. Ces derniers se bornent parfois à déclancher le processus, qui se poursuit peu à peu, autour du vitellus, en utilisant les éléments endodermiques primordiaux ; ailleurs, au contraire, les éléments mésodermiques édifient à eux seuls toute la paroi du mésentéron ; mais on conçoit facilement le passage d'un type à l'autre. Chez les *Caridea*, la spécialisation des vitellophages est peut-être moins rigoureusement fixée, et l'on voit en effet que, lorsqu'ils atteignent la périphérie du vitellus, leur structure histologique et leur comportement se modifient ; ils se différencient dans une certaine mesure ; devenus en quelque sorte plus malléables, ils peuvent se plier à des conditions nouvelles et entrer dans la constitution de l'un des tissus définitifs de l'organisme en voie de développement.

QUATRIÈME PARTIE

LES DERNIÈRES PHASES DE L'EMBRYOGÉNÈSE

CHAPITRE I

DÉVELOPPEMENT DE LA FORME EXTÉRIEURE DU CORPS

Nous ne décrirons pas en détails les modifications graduelles que subit la forme extérieure de l'embryon durant les dernières phases de son développement ; ces détails n'offriraient qu'un assez médiocre intérêt. Toute la partie du corps comprise entre le céphalon et le telson, et qui correspond à l'ensemble des segments du péréion et du pléon, a été bourgeonnée par la zone germinative subterminale ; mais, tandis qu'un certain nombre de ces segments sont bien individualisés, d'autres n'existent encore qu'à l'état latent, dans une masse homogène de cellules embryonnaires condensée au fond de la fente sternale. Les premiers n'auront plus qu'à s'accroître et à atteindre un degré plus avancé de différenciation, pour que soit réalisée la première forme larvaire capable de vivre par elle-même en se libérant des enveloppes de l'œuf.

Ce développement se traduit, sur les œufs examinés *in vivo*, par un accroissement rapide de la portion transparente, protoplasmique, au détriment de la portion opaque, vitelline ; celle-ci est peu à peu enveloppée par la première, qui déborde de plus en plus largement sur la face dorsale. Au moment où les deux masses paraissent à peu près équivalentes, on voit se dessiner vers l'avant deux taches noires, qui se présentent tout d'abord comme deux bandes étroites : c'est la première appa-

rition du pigment oculaire. En même temps, on voit le cœur commencer à battre en arrière, immédiatement au dessus du pôle postérieur de l'œuf; la fréquence des pulsations est faible tout d'abord : une par seconde en moyenne; ultérieurement le rythme s'accélère assez rapidement de jour en jour.

La carapace céphalothoracique s'individualise de plus en plus nettement (pl. II, fig. 16); ses bords, simplement marqués au début par une bande de tissu cellulaire plus dense (*c.*, fig. XIV, p. 124), se surélèvent, de façon à délimiter de chaque côté une chambre branchiale. On ne peut plus parler désormais du sac vitellin; il est devenu le revêtement ectodermique de la carapace, les éléments qui subsistent après la disparition de la plaque apicale s'agençant en une couche épithéliale homogène.

Le petit massif d'ectoderme primaire qui existait sur le bord postérieur de l'aire embryonnaire, à la base de la papille caudale (*p.*, fig. XIV et XV, et pl. II, fig. 13 à 16) a persisté au même niveau; il forme en fin de compte l'épiderme de la partie postérieure et dorsale du céphalo-thorax, celle qui s'étend entre le bord postérieur de la carapace et la base de l'abdomen. L'ensemble de l'épiderme de la face dorsale du céphalothorax a donc une origine primaire et ne doit rien aux tissus embryonnaires secondaires bourgeonnés par les ectotéloblastes.

Les trois paires de maxillipèdes atteignent un degré très avancé de différenciation avant que ne se développent les premiers rudiments des appendices suivants, qui ne se montreront que tout à fait à la fin de l'embryogénèse. Chez *Leander serratus* et *L. squilla*, les rudiments des quatrième et cinquième paires de péréiopodes, c'est-à-dire des deux premières paires de pattes ⁽¹⁾, se forment seuls dans l'œuf; les trois derniers péréionites sont encore confondus au moment de l'éclosion, et chacun des différents tissus qui leur correspondent, qu'il s'agisse de l'épiderme, de la chaîne nerveuse ou des éléments mésodermiques, ne forme encore qu'une seule masse indivise. Dans les espèces qui ont des œufs plus riches en vitellus, il peut se développer avant l'éclosion, en arrière des maxillipèdes, soit trois paires, soit même cinq paires de péréiopodes.

(1) On réserve généralement aux pattes, chez les Décapodes, le nom de *péréiopodes*, que l'on oppose à celui de *maxillipèdes*; cette nomenclature est tout à fait défectueuse, puisque ces derniers sont des appendices du *péréion*, c'est-à-dire des péréiopodes, au même titre que les pattes proprement dites.

La papille caudale est devenue l'abdomen, dont les cinq premiers somites sont bien individualisés. Le bourgeonnement des téloblastes ne prend fin qu'à une phase très tardive; on les voit alors se diviser d'une façon irrégulière, leur assise se dissocie et n'est bientôt plus reconnaissable; le sixième pléonite paraît dès lors fusionné avec le telson, dont il ne se séparera qu'au cours de la vie larvaire. Par suite de son allongement graduel, l'extrémité de l'abdomen, après avoir recouvert le pôle antérieur de l'œuf, finit par s'étendre sur une certaine étendue de la face dorsale, si bien que le telson se trouve porté au-dessus et en arrière des ophthalmopodes. Le sillon médian, au fond duquel se voyait l'ouverture anale, s'atténue, et les deux lames furcales latérales, rapprochant peu à peu leurs bords, se fusionnent dorsalement par rapport à l'anüs, qui semble dès lors s'ouvrir sur la face ventrale.

Il n'apparaît aucun rudiment de *pléopodes* au cours de l'embryogénèse chez *L. serratus* et *L. squilla*, comme dans toutes les espèces qui ont des œufs relativement petits et doivent parcourir après l'éclosion une longue série de stades larvaires. Ces appendices peuvent au contraire se montrer avant la fin de la vie embryonnaire dans les formes à gros œufs; il faut cependant constamment faire exception pour ceux du sixième pléonite, dont les ébauches s'individualisent nettement, par concentration cellulaire, mais ne déterminent aucune saillie externe des téguments et s'allongent seulement en pénétrant sous le revêtement chitineux du telson.

CHAPITRE II

CHANGEMENTS DANS LA FORME ET LES DIMENSIONS DE L'ŒUF. DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

La forme et les dimensions de l'œuf se modifient sensiblement dans les dernières phases de son développement. D'abord globuleux, parfois presque sphérique, il acquiert finalement une forme beaucoup plus allongée. C'est ainsi que, chez *L. squilla*, je trouve que des œufs qui commencent à peine à se développer mesurent $\frac{0 \text{ mm. } 63}{0 \text{ mm. } 55}$; les œufs de la même ponte, quelques jours avant l'éclosion, mesuraient $\frac{0 \text{ mm. } 73-0 \text{ mm. } 74}{0 \text{ mm. } 50}$. Des œufs de *Palæmonetes varians microgenitor* de la région de Wimereux mesurent d'abord $\frac{0 \text{ mm. } 77}{0 \text{ mm. } 64}$, plus tard $\frac{1 \text{ mm. } 2}{0 \text{ mm. } 8}$; il serait facile de multiplier ces exemples.

L'allongement graduel qui se produit suivant le grand axe est corrélatif de l'allongement de lame embryonnaire elle-même, qui impose de plus en plus sa propre forme à l'ensemble de l'œuf au fur et à mesure que se réduit la masse vitelline. Quant à l'accroissement de volume qui caractérise la fin de la vie embryonnaire, il paraît être dû, au moins partiellement, à une absorption d'eau; c'est ce que tend à prouver l'observation suivante: des femelles ovigères de *P. varians microgenitor* recueillies dans leur habitat normal, en eau saumâtre, ont été placées dans de l'eau de moins en moins salée, puis, au bout de neuf jours, après une série de transitions ménagées, dans de l'eau douce pure; les œufs se trouvaient à ce moment à peu près au stade *nauplius*; la plupart ont vu leur développement s'arrêter au bout d'un temps très court et n'ont pas tardé à dégénérer. Quelques-uns cependant ont continué à se

développer; après deux semaines environ d'existence en eau douce, les deux taches noires de pigment oculaire faisaient leur apparition, puis s'élargissaient graduellement; huit jours plus tard, alors que l'éclosion semblait toute proche, le volume de ces œufs augmentait rapidement, puis les parois latérales du corps éclataient, au niveau d'une des chambres branchiales, et le vitellus se répandait au-dessous de la carapace. C'est que l'absorption d'eau, qui se produit toujours à ce moment, avait été trop considérable, à cause de la grande différence de pression osmotique qui existait entre les milieux interne et externe.

Lorsque les œufs sont examinés quelques instants seulement avant l'éclosion, leurs dimensions se montrent plus considérables encore; chez *P. varians microgenitor*, par exemple, le grand axe peut atteindre 1 mm. 6; il a donc plus que doublé. Cet allongement est lié à un début d'extension du corps, qui distend la membrane vitelline avant d'arriver finalement à la déchirer.

Ces variations expliquent les divergences parfois constatées dans des mesures se rapportant à des œufs d'une même espèce. Or, ces mesures offrent souvent un grand intérêt; c'est le cas, par exemple, lorsqu'on cherche à savoir si, dans une série de formes appartenant à un même groupement naturel, des relations existent entre les conditions éthologiques et la plus ou moins grande richesse de l'œuf en deutoplasme; ou bien si les différences observées paraissent être en rapport avec le degré d'évolution des différents termes d'une même série orthogénétique. Pour que les comparaisons aient toute leur valeur, il importe que les mesures soient seulement relatives à des œufs peu avancés dans leur développement.

*
* *

La durée totale de la vie embryonnaire peut varier dans de larges limites suivant la température. Elle a été en moyenne de un mois, chez *L. serratus* et *L. squilla*, dans des élevages faits au laboratoire en juin et en juillet. Elle s'est montrée un peu plus longue (cinq semaines environ) pour les œufs pondus tout au début de juin. Au cours de mes recherches sur la bionomie des Palémonides des côtes de France (S., 1916), j'ai pu me rendre compte que le développement ne se faisait en hiver

qu'avec une extrême lenteur. Ainsi, chez *L. serratus*, la ponte commence, dans la Manche, vers la mi-novembre, et pendant tout l'hiver on peut pêcher des individus dont la chambre incubatrice renferme des œufs en voie de développement. Or, ce n'est qu'au printemps qu'on commence à voir des œufs où se dessinent les deux taches noires du pigment oculaire, et ce n'est pas avant la seconde quinzaine d'avril que l'on a chance d'en trouver qui soient sur le point d'éclore. Les œufs pondus en novembre doivent donc mettre près de cinq mois pour accomplir tout leur développement.

CHAPITRE III

L'EXUVIE PROZOÉENNE. — L'ÉCLOSION.

Si on déchire les membranes de l'œuf pour en extraire l'embryon, à un moment où il est peu éloigné du terme de son développement, on constate que les appendices antérieurs du corps, bien que parfaitement différenciés, ne sont pas libres ; chacun d'eux, en effet, s'engage dans une sorte de gaine, formée d'une cuticule extrêmement délicate. Cette gaine est surtout bien visible aux points où les soies et les épines qui ont pris naissance sur les appendices l'ont refoulée devant elle en se développant et l'ont obligée à se détacher de la surface du tégument (fig. XVII *B* et *C*). De plus, on constate la présence d'une gaine identique à l'extrémité postérieure de l'embryon, où elle coiffe la rangée de grosses soies barbelées qui garnit le bord libre du telson ; ici également elle se soulève de plus en plus, repoussée peu à peu par les soies au fur et à mesure que celles-ci prennent une plus grande extension. Elle enveloppe donc la totalité du corps et représente une exuvie embryonnaire.

Au moment même de l'éclosion, on constate aisément que ce revêtement cuticulaire forme à chacun des appendices qui seront fonctionnels dans la première larve un étui complet, mais dont la surface est entièrement lisse et n'offre aucune trace d'une division en articles successifs. Il a donc pris naissance à un moment où ces appendices, peu différenciés et insegmentés, avaient seulement l'aspect d'ébauches à contours arrondis, et où il n'existait encore ni soies ni épines sur les téguments.

Signalée dans un grand nombre d'espèces, cette cuticule exuviale doit être présente chez tous les Décapodes à la fin de la vie embryonnaire. Elle a été vue surtout chez les Brachyrou-

res, où on l'a considérée comme marquant la mue d'un stade *Protozoëa*, qui se réaliserait dans l'œuf avant l'éclosion (CONN). Un fait d'importance capitale, c'est qu'elle peut offrir des prolongements qui lui sont propres; ils représentent le moule de parties préexistantes de l'embryon, qui, après une existence passagère, ont été résorbées ou bien ont été modelées suivant

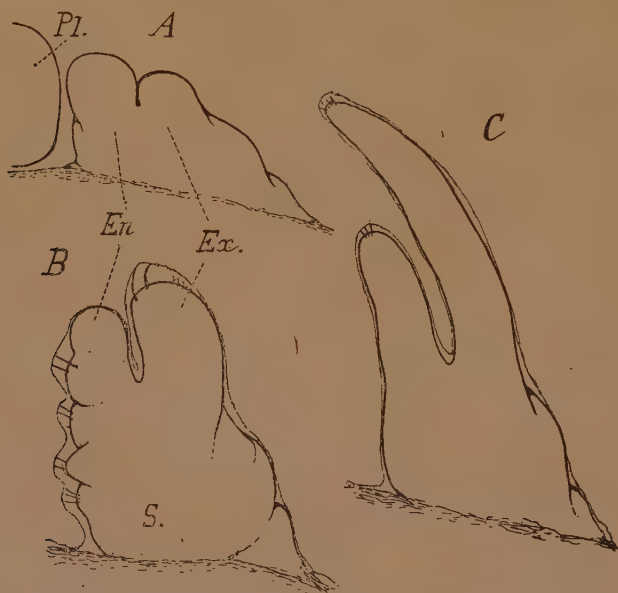


Fig. XVII. *Palaemon macrobrachion*, l'exuvie prozoëenne. *A* se rapporte à un embryon prozoëen très jeune, *B* et *C* à un embryon plus âgé ayant subi la mue prozoëenne. *A* et *B*, maxille II; *C*, maxillipède I. *Pl.*, coupe du pléon; *S.*, sympodite; *En.*, endopodite; *Ex.*, exopodite. G. III 280.

un autre plan; c'est ainsi qu'à l'arrière du corps, chez beaucoup de Crabes, cette exuvie semble avoir enveloppé un telson conformé autrement que celui de la première forme larvaire libre, et rappelant quelque peu, avec ses sept paires, de grosses soies, celui de la larve *Zoea* des *Caridea*.

Évidemment, comme nous l'avons déjà fait remarquer à propos de l'exuvie nauplienne, ce n'est pas le fait même de la mue qui peut avoir une signification ancestrale; mais le rejet d'une cuticule a toutes chances de se produire dans l'une des périodes d'arrêt, plus ou moins prolongées, qui séparent les

périodes beaucoup plus courtes caractérisées par l'apparition rapide des ébauches d'une série donnée d'appendices ; la forme de l'enveloppe exuviale traduit alors la forme générale que possédait l'embryon au moment où elle a pris naissance ; elle peut donc nous renseigner sur les phases successives par lesquelles passe cet embryon au cours de sa morphogénèse. Il importe de considérer ces phases en elles-mêmes et de chercher à en dégager la signification ; mais il est bien évident que, en l'absence d'une exuvie nauplienne et d'une exuvie prozoéenne, les phases nauplienne et prozoéenne, par lesquelles passe l'embryon des Palémoninés, ne perdraient rien de leur valeur.

Chez *L. serratus* et *L. squilla*, c'est pendant le long intervalle de temps qui sépare le moment où viennent d'apparaître les derniers maxillipèdes et celui où se montrent les ébauches des deux premières paires de pattes que se produit la mue de l'embryon prozoéen. Ces derniers appendices ne prennent donc point part à la formation de la cuticule exuviale et ne sont pas moulés par elle.

Il était intéressant de rechercher comment se comportent, sous ce rapport, les espèces chez lesquelles le développement embryonnaire se poursuit bien plus loin à l'intérieur de l'œuf. Chez le Homard, où la première forme libre est une larve *mysis*, munie, en arrière des maxillipèdes, de cinq paires de pattes biramées (mais dépourvue de nageoires abdominales), on constate que l'embryon près d'éclore est enveloppé d'une cuticule exuviale qui moule toutes les parties du corps, formant une gaine complète et bifide à chacun des péréiopodes. Or, il n'en est pas de même chez les Palémons à gros œufs, qui naissent, eux aussi, déjà pourvus de leurs cinq paires de pattes ; si la différenciation de ces appendices n'est pas tout à fait achevée au moment où commence la vie libre, ils sont néanmoins bien développés, nettement segmentés, et peuvent devenir fonctionnels immédiatement après la première mue larvaire, qui survient d'ailleurs quelques heures seulement après l'éclosion ; il existe en outre cinq paires de pléopodes. Chez eux, l'exuvie embryonnaire moule bien chacun des appendices antérieurs du corps, y compris les maxillipèdes, c'est-à-dire tous les appendices zoéens ; par contre, elle forme une enveloppe commune à l'ensemble des autres appendices qui,

se sont allongés le long de la face ventrale du corps, à l'intérieur d'une sorte de poche. La mue s'est donc produite à un moment où les trois paires de maxillipèdes étaient déjà bien développées, mais où il n'y avait encore aucun rudiment des appendices suivants. Indépendamment de toute observation directe de l'œuf à des stades moins avancés de son développement, la dernière cuticule exuviale suffit à révéler qu'il s'est constitué à un moment donné un embryon prozoéen, identique à celui des Palémoninés à petits œufs, et que, une fois cette forme embryonnaire ébauchée, c'est seulement après une période d'arrêt plus ou moins longue que les autres membres se sont développés à leur tour.

La première larve doit donc se libérer non seulement des enveloppes primitives de l'œuf, mais encore de la dernière exuvie embryonnaire (les exuvies qui ont pu être sécrétées dans des stades antérieurs ne sont plus reconnaissables). Souvent elle ne s'en dégage pas immédiatement; c'est ainsi que, chez *Carcinus manas*, elle paraît ne s'en dépouiller que quelques heures après l'éclosion. Dans des élevages faits au laboratoire de Wimcreux, j'ai constaté que les larves de *Porcellana platycheles*, une fois écloses, n'arrivaient qu'au bout d'un jour, parfois même de deux jours, à se débarrasser complètement de leur gaine cuticulaire; les grandes épines zoéennes si caractéristiques, que porte la carapace, ne sont pas encore déployées; l'épine antérieure est entièrement ramassée sur elle-même et à peine reconnaissable; les deux épines du bord postérieur sont recourbées en avant, au-dessous du céphalothorax; les exopodites des maxillipèdes I et II sont encore incapables de fonctionner comme rames natatoires, et l'animal nage uniquement au moyen de rapides mouvements de flexion et d'extension de l'abdomen.

En général, l'exuvie embryonnaire est abandonnée à l'éclosion, ou immédiatement après. Chez les Palémoninés, la cuticule prozoéenne est extrêmement délicate; il semble qu'elle soit toujours déchirée au moment même où l'animal éclôt, et les longues soies plumeuses des exopodites natatoires des maxillipèdes se déploient d'emblée. La larve est projetée hors de la chambre incubatrice par les courants que déterminent les mouvements saccadés des pléopodes de la femelle, et se met aussitôt à nager avec activité au sein du liquide ambiant.

CINQUIÈME PARTIE

INTERPRÉTATIONS ET HYPOTHÈSES CONSIDÉRATIONS MORPHOGÉNÉTIQUES

Dans les chapitres qui précèdent, nous avons surtout exposé des faits ; nous nous sommes efforcé en outre de les comparer avec des faits de même ordre constatés dans d'autres groupes, de les rattacher à des phénomènes connus, et de les ordonner méthodiquement, de façon à laisser prévoir les interprétations qui nous paraissent les plus rationnelles. Cette dernière partie sera exclusivement consacrée à des considérations d'ordre spéculatif ; nous discuterons un certain nombre de points qui nous paraissent susceptibles de jeter quelque lumière sur la nature et la signification des processus dont nous avons suivi le déroulement.

Évidemment, dans l'extrême complexité du monde vivant, l'observation simple des phénomènes ne permet pas toujours d'établir entre eux, à coup sûr, des relations causales, et fournit rarement la solution complète et pleinement satisfaisante d'un problème. Il n'en est pas moins vrai que, là où l'expérience n'a pas de prise, l'observation naturelle poursuivie d'une façon rigoureuse, et dirigée par le désir de comprendre l'enchaînement des faits, peut apporter des arguments puissants, et souvent décisifs, en faveur d'une hypothèse, infirmer telle autre, ou créer de fortes présomptions en faveur de telle ou telle manière de voir. Le champ des hypothèses se restreint et nous serrons de plus en plus près la vérité au fur et à mesure que progressent nos connaissances ; l'essentiel est de se garder à tout moment de trop perdre contact avec les faits, et de ne pas se laisser entraîner à construire dans le vide sur des données fragiles ou purement imaginaires.

Nous avons été constamment préoccupé, au cours de ces recherches, par la question de savoir si les conditions actuelles, dans lesquelles le protoplasme spécifique est appelé à manifester ses propriétés, jouent à chaque instant, dans le déterminisme de la forme générale de l'embryon, un rôle aussi important que le pensent certains biologistes ; et nous serons amené à nous demander comment il se fait que le développement embryonnaire ne tend pas d'une façon régulière et directe vers la réalisation de la première forme larvaire, et quelle est la signification des différents épisodes, parfaitement tranchés, que l'on peut reconnaître dans l'histoire de ce développement.

CHAPITRE I.

DÉBUT DES PROCESSUS MORPHOGÈNES. NATURE DE CES PROCESSUS.

Presque tous les embryologistes admettent aujourd'hui que la segmentation n'a par elle-même aucune valeur formative ; c'est un simple morcellement de l'œuf, dont l'allure peut d'ailleurs dans certains cas être modifiée expérimentalement, sans qu'il en résulte d'anomalies dans la constitution de l'embryon. Il est certain que chacun des aspects successifs que revêtent la *morula* et la *blastula* dépend dans une certaine mesure des propriétés intrinsèques du protoplasme de l'espèce considérée ; il dépend en même temps de l'ensemble des conditions actuelles dans lesquelles se trouve placé ce protoplasme, et surtout de la quantité, de la composition et de la répartition des matériaux deutoplasmiques. La régularité avec laquelle se déroulent les processus, dans les différents individus et dans les générations successives, est en grande partie due à la constance des conditions dans lesquelles s'effectue l'ontogénèse. Sans doute, l'influence de la constitution physico-chimique du protoplasme paraît être souvent prépondérante ; c'est proba-

blement le cas lorsqu'un même type de segmentation se retrouve, avec les mêmes traits fondamentaux, dans la plupart des représentants d'un vaste groupe naturel (segmentation spirale des Trochozoaires); les forces internes qui déterminent un arrangement particulier des matériaux protoplasmiques, en rapport avec la différenciation future des diverses régions du corps, peuvent retentir jusqu'à un certain point sur l'allure de la segmentation, par exemple en influant sur la direction des fuseaux de division. Mais dans tous les cas, même lorsqu'elle entraîne un déplacement relatif des parties, la segmentation n'a pas de rapport direct avec l'acquisition de la forme spécifique.

Certains auteurs, poussant à l'extrême la théorie des causes actuelles, semblent admettre que la forme générale de l'organisme, qui se dégage peu à peu de la *blastula*, est elle-même essentiellement déterminée par les conditions dans lesquelles se fait le développement. Elle serait la résultante de l'ensemble des réactions qui se passent entre le protoplasme de l'œuf et les constituants du milieu; en outre, les diverses parties, qui fonctionnent différemment, parce que les échanges ne se font pas partout dans les mêmes conditions, exercent les unes sur les autres des actions réciproques; de là des déplacements cellulaires, des phénomènes d'accroissement dans telle ou telle direction, qui expliqueraient toute la morphogénèse. Il ne s'agirait donc pas d'un mécanisme tout réglé, dont la mise en marche serait simplement déclanchée lorsque se trouvent réalisées un ensemble de conditions propices. Voyons si l'analyse des processus ontogénétiques, dans le cas particulier des Palémoninés, permet d'émettre quelques conjectures sur les causes qui président à leur réalisation.

Nous avons vu que la segmentation n'a rien de *déterminatif*. Les énergides issues du morcellement de l'énergide unique primitive sont lâchement unies entre elles et presque isolées physiologiquement au sein d'une grosse masse de deutoplasme inerte. La coordination des parties n'est assurée que d'une façon fort vague et imprécise au début; chacune des énergides réagit à peu près pour son propre compte; ses dimensions, sa position à un moment donné, l'activité de ses divisions, les déformations ou les déplacements qu'elle subit, paraissent

être avant tout régis par un ensemble de facteurs actuels. Le chimiotactisme positif vis-à-vis de l'oxygène suffit à expliquer la migration centrifuge de ces éléments et la localisation graduelle de tout le protoplasme à la périphérie du vitellus. L'inégale répartition des réserves, et l'inégalité qui en résulte dans l'intensité et la nature des échanges, expliquent les différences qui ne tardent pas à se manifester dans la structure et le comportement des énérgides. Quant à la première concentration cellulaire, qui aboutit à la formation de l'aire blastoporique, on peut la concevoir comme due à l'action de forces physiques banales de la nature des forces capillaires.

Nous avons vu que la pénétration dans l'œuf des premiers vitellophages marque non seulement le moment où l'organisme commence véritablement à s'accroître aux dépens des réserves, mais qu'il est en outre le signal de modifications importantes qui surviennent brusquement dans la distribution relative des éléments superficiels; le principal résultat de ces déplacements cellulaires est de faire apparaître à la surface de l'œuf la première ébauche du corps de l'embryon; c'est donc à ce moment seulement que débudent les processus morphogènes proprement dits. La migration et la condensation des énérgides blastodermiques, qui aboutissent à la formation des deux bandelettes embryonnaires primitives, peuvent-elles être considérées comme dues à une cause actuelle, toute contingente? Peut-on les regarder, par exemple, comme la manifestation d'un chimiotactisme particulier? C'est cette idée que j'avais admise tout d'abord (S., 1919 a); ce chimiotactisme serait mis en jeu par des produits solubles et assimilables qui diffuseraient à partir de la région du blastopore, au moment où les premiers éléments endodermiques s'en détachent pour s'enfoncer dans le vitellus, dont ils commencent à digérer activement les matériaux.

Il est possible qu'il en soit ainsi, mais l'hypothèse me paraît incapable de rendre compte de tous les faits observés. En effet, les énérgides superficielles, libérées par la dislocation du blastoderme, devraient toutes converger, *grosso modo*, suivant des directions rayonnantes, vers l'aire blastoporique, et venir former autour d'elle, par leur accumulation, une plaque à peu près circulaire; on ne s'explique pas du tout pourquoi la plu-

part d'entre elles viennent d'emblée se condenser en deux amas situés à droite et à gauche et en avant du blastopore, et d'où se détachent bientôt deux bandes qui dessinent un V à la surface de l'œuf.

Il me semble indispensable, ici comme en bien d'autres cas, de faire appel à des forces internes liées aux propriétés intrinsèques de la substance vivante, et peut-être comparables à celles qui, dans la cristallisation, déterminent la position et l'orientation mutuelle de chacune des molécules. Leur action ne devient efficace qu'au moment où les processus de synthèse, qui vont accroître rapidement la masse totale du protoplasme, commencent à se manifester avec une grande intensité. La région du blastopore, qui bourgeonne les éléments internes spécialisés dans la fonction digestive, et qui est d'ailleurs la seule où il existe un groupement cellulaire d'une certaine densité, devient un foyer d'activité métabolique maxima; il en émane des forces, d'origine intraprotoplasmique, dont l'action se fait sentir à une distance plus ou moins considérable et tend à grouper les éléments de l'œuf d'une façon déterminée. J'ai comparé à un champ de lignes de forces l'ensemble des trajectoires suivies dans leur migration par les énergides blastodermiques, et dessinées par des bandes rubanées de cytoplasme (pl. I, fig. 3 a et b); on sait qu'un important flux de ces lignes de force, plus ou moins nettement indiqué, mais constamment reconnaissable, se voit immédiatement en arrière du blastopore (*p.*), et que le plus grand nombre se groupent en deux gros faisceaux latéraux (*l.*) qui partent en divergeant de l'aire blastoporique, pour s'épanouir de plus en plus largement en s'incurvant à droite et à gauche; par leur mode de groupement et leur disposition symétrique de part et d'autre d'un plan médian, ces lignes forment une figure qui n'est pas sans analogies avec un spectre magnétique, et il y a là probablement plus qu'une ressemblance toute fortuite.

Il importe de bien remarquer que, malgré la masse énorme des réserves nutritives, et contrairement à ce qui se passe dans les œufs oligolécithiques, les éléments du blastoderme sont formés de protoplasme pur, dépourvus d'enclaves; ils se sont complètement isolés du vitellus, et celui-ci leur forme seulement un substratum, à la surface duquel ils peuvent se mouvoir avec

la plus grande facilité; leur liberté de mouvement est même d'autant plus grande que, au moment où va commencer leur migration, ils brisent les connexions assez lâches qui les unissaient en un réticulum superficiel et deviennent tout à fait indépendants les uns des autres. Dans ces conditions, rien ne s'oppose à ce que leur comportement traduise d'une façon fidèle l'action des forces intraprotoplasmiques. L'allure du processus permet peu de douter qu'il s'agisse de forces plus ou moins comparables aux forces électro-magnétiques, et dont la modalité est liée à la structure intime de la matière vivante.

Il me paraît encore plus difficile d'expliquer par des facteurs actuels, consistant en forces physico-chimiques banales, la formation des différents groupements cellulaires qui ne tardent pas à s'individualiser dans chacune des deux branches du V préblastotrique, et tracent les premiers linéaments de l'embryon nauplien. Ces groupements sont dus à un remaniement des matériaux primitifs, qui tendent à se condenser et souvent aussi à s'ordonner d'une façon concentrique autour d'un certain nombre de points. Cet arrangement régulier des cellules est particulièrement net et tout à fait frappant chez l'Écrevisse, où s'individualisent tout d'abord deux lobes antérieurs, que nous avons appelés lobes prostomiaux, et plus en arrière, en contact avec le blastopore, deux autres lobes qui représentent les moitiés droite et gauche de la partie postérieure du corps de l'embryon. Chacun de ces quatre lobes est remarquable par le fait que les noyaux s'y disposent en élégantes courbes concentriques d'une parfaite régularité et en même temps suivant des lignes qui rayonnent à partir d'un point central. Il est surprenant que ces faits n'aient pas attiré l'attention des biomécanistes; à l'examen des figures détaillées données par REICHENBACH (1886), il me semble impossible d'échapper à l'idée que cet arrangement régulier des noyaux traduit l'existence de forces internes particulières, inhérentes au protoplasme spécifique.

Ultérieurement, de nouvelles condensations cellulaires se produisent, dans lesquelles on reconnaît bientôt les rudiments des organes paires de l'embryon nauplien. La disposition régulière des noyaux demeure très nette dans les deux gros lobes ophthalmiques antérieurs; en arrière, au moment où com-

mençant à se dessiner de nouveaux lobes, les noyaux se répartissent, par le jeu des forces internes, suivant des courbes d'un type plus ou moins complexe, dont l'allure est influencée par l'action réciproque qu'exercent les uns sur les autres les champs de lignes de forces correspondant à chacune des nouvelles ébauches ⁽¹⁾. Plus tard les tissus deviennent trop denses, et les interrelations des différentes parties trop complexes, pour que puissent encore s'extérioriser des spectres de lignes de forces comparables à ceux qui caractérisent les premiers débuts de la morphogénèse ; mais il n'y a aucune raison de supposer que l'essence même des processus se soit modifiée.

Il peut sembler paradoxal, de prime abord, de voir l'action des forces internes morphogènes se traduire d'une façon particulièrement nette dans un œuf aussi riche en substances de réserve que celui de l'Écrevisse ; on tendrait bien plutôt à admettre, en effet, que la présence d'une surcharge vitelline ne peut que troubler les processus normaux de l'ontogénèse, et que leur modalité fondamentale doit être plus ou moins masquée, dans ces circonstances, par l'intervention de divers facteurs secondaires. Il n'en est rien, et c'est même tout le contraire qui se produit dans le cas présent. Dans les espèces où le vitellus est relativement peu abondant, l'embryon s'organise aux dépens de l'œuf tout entier ; les remaniements qui font apparaître la première ébauche de la forme extérieure du corps affectent un nombre relativement faible de grosses cellules, chargées d'enclaves, et en contact les unes avec les autres par une large surface. Les forces morphogènes s'exercent donc sur un matériel protoplasmique assez diffus ; et d'autre part les éléments cellulaires se trouvent incapables de traduire d'une façon bien nette, par leurs déplacements relatifs, l'allure propre du champ des lignes de forces intraprotoplasmiques.

Au contraire, chez la plupart des Décapodes, les processus morphogènes se manifestent dans une aire embryonnaire restreinte, consistant en une simple pellicule de protoplasme pur, entièrement isolé du deutoplasme ; c'est une sorte de syncy-

(1) Deux des figures de REICHENBACH relatives aux phénomènes qui marquent la première indication de la forme générale de l'embryon, et mettant en évidence l'arrangement particulier des noyaux, sont reproduites, sous une forme réduite et simplifiée, dans le traité de MAC BRIDE (1914, fig. 129 et 132, p. 181 et 184).

tium superficiel, parsemé de noyaux, et où les limites des différentes énergides sont difficiles à tracer. Ce sont des conditions éminemment favorables au libre jeu des forces internes, les noyaux tendant alors à s'ordonner suivant la direction même de ces forces, comme le feraient, sur un plan, des parcelles de limaille de fer soumises à des flux de forces magnétiques.

L'arrangement régulier des matériaux cellulaires est beaucoup moins net en général chez les Palémoninés. Cependant on remarque dans les deux branches du V pré-nauplien, avant toute autre différenciation, une tendance assez marquée des noyaux à se disposer en rangées, longitudinales ou transversales, diversement incurvées (pl. I, fig. 4 a). En outre, la disposition concentrique des éléments est bien évidente, chez certains individus, dans les deux gros lobes prostomiaux antérieurs (fig. XII A, p. 98) et même parfois dans les quatre ébauches paires des organes naupliens au moment où elles commencent à s'individualiser (cette disposition est encore bien reconnaissable par exemple au rudiment de l'antenne I, dans la partie droite de la fig. 9 a, pl. II). Les forces internes morphogènes paraissent donc s'exercer ici moins librement que chez l'Écrevisse.

Que la disposition affectée par l'ensemble de l'ébauche pré-nauplienne, ou l'aspect particulier de chacune de ses parties, dépendent dans une certaine mesure de causes actuelles, nul ne songe à le nier. Les choses pourraient être notablement différentes dans une même espèce, par exemple si la distribution relative des matériaux protoplasmiques et deutoplasmiques venait à être modifiée. Mais quels que soient les facteurs accessoires qui interviennent et influencent plus ou moins la marche du développement, pourvu que le protoplasme de l'œuf se trouve placé dans des conditions telles qu'il puisse manifester son activité vitale, assimiler et s'accroître, nous verrons à coup sûr apparaître, au début des différenciations ontogénétiques, et dans la même position relative, sous forme de condensations cellulaires, les quatre paires d'ébauches pré-naupliennes. Ce qu'il y a de fondamental dans la morphogénèse est essentiellement déterminé par des forces internes ; le plan général de l'organisme n'est pas conditionné par les interrelations actuelles de cet organisme avec le milieu ; il est l'ex-

pression morphologique nécessaire d'un équilibre dynamique donné, lié à une certaine constitution physico-chimique du protoplasme.

*
* *

Des questions du même ordre se posent à propos de la différenciation des structures internes. Nous avons vu par exemple que les vitellophages, après avoir parcouru la masse centrale du vitellus, viennent se disposer à la périphérie en un pseudo-épithélium, qui semble esquisser, tout autour des réserves nutritives, une paroi intestinale provisoire. Cette façon de faire des vitellophages ne me paraît pas pouvoir s'expliquer simplement par des variations de leur état physiologique. Il serait puéril d'imaginer la manifestation subite d'un chimiotactisme positif vis-à-vis de l'oxygène, ou bien un chimiotactisme négatif vis-à-vis de substances de déchet qui se seraient accumulées au centre de l'œuf, ou une répulsion réciproque des différents éléments, etc. ; rien n'est plus aisé que de multiplier des explications de ce genre. L'interprétation suivante me paraît plus rationnelle : au fur et à mesure que l'aire embryonnaire se développe et se différencie, les flux de forces qui s'en dégagent font peu à peu sentir leur action sur les éléments internes de l'œuf. Lorsque le premier rudiment de l'épithélium définitif du mésentéron apparaît, à l'arrière du corps de l'embryon, ils deviennent suffisamment intenses pour contraindre les vitellophages épars à s'organiser de façon à ébaucher une enveloppe intestinale. Comme ces éléments sont trop peu nombreux pour édifier d'emblée un véritable épithélium périvitellin, ils se disposent en une assise cellulaire fort lâche, qui trace seulement une sorte de canevas jalonnant la marche des différenciations futures.

Nous avons vu que chez plusieurs *Caridea* (*Crangon*, certains Alphéidés et certains Palémons) les vitellophages ne se portent pas tout d'abord à la périphérie pour esquisser une première ébauche provisoire du mésentéron ; ils restent répartis sans ordre, les plus proches étant seulement attirés par les bords de la lame épithéliale qui forme la paroi définitive du mésentéron, à mesure que cette lame progresse, d'arrière en avant,

sur le pourtour du vitellus. Ne peut-on admettre que, dans ces espèces, les forces morphogènes, bien que s'exerçant encore dans le même sens, ne sont plus assez puissantes pour agir efficacement sur les éléments endovitellins? L'abondance du deutoplasme inerte suffit peut-être à expliquer, dans certains cas (*Palaemon Lenzi* et Alphéidés à gros œufs étudiés par HERRICK), que les vitellophages soient plus ou moins complètement soustraits à leur action. Il est possible aussi que ces forces s'exercent avec une intensité moindre et que cela soit en rapport avec l'éthologie de l'espèce considérée. Il est intéressant de remarquer, dans cet ordre d'idées, que *Leander* et *Xiphocarcidina*, où les éléments endodermiques s'agencent au préalable en une ébauche intestinale provisoire, sont des formes actives, nageuses, à métabolisme relativement intense, chez qui s'est conservé intact le faciès caridoïde; dans la seconde catégorie, nous trouvons au contraire des formes fouisseuses, ou plus ou moins sédentaires, ou plutôt marcheuses que nageuses, généralement plus lourdes, et chez lesquelles le faciès caridoïde primitif a été assez profondément altéré. Il est possible que, chez ces dernières, l'activité métabolique soit d'une façon générale moins intense et que, par suite, les forces internes morphogènes qui émanent de l'aire embryonnaire ne puissent exercer qu'une influence minime sur des éléments disséminés dans l'épaisseur même du vitellus et non en continuité de substance avec elle.

Nous avons vu que la formation d'un pseudo-épithélium mésentérique, aussi bien que l'organisation de l'épithélium définitif du mésentéron aux dépens des vitellophages, sont déclenchés par l'apparition de la lame intestinale mésodermique. La formation de cette lame est elle-même en relation avec l'entrée en activité de la zone germinative téloblastique, de même que le bourgeonnement profond du tractus proctodéal. Chaque différenciation provoque une série de différenciations nouvelles; au système dynamique relativement simple que représente l'aire embryonnaire, peu après la mise en marche des processus de la morphogénèse, succèdent, à mesure que s'accroît la masse totale du protoplasme, des systèmes de complexité croissante, qui s'expriment par une forme elle-même de plus en plus complexe. Quelle que soit la façon dont s'enchaînent ces processus, leur réalisation est étroitement liée

à la structure intime du protoplasme de l'œuf, à laquelle répond un système de forces particulier. Les conditions dans lesquelles ce protoplasme est amené à exercer son métabolisme sont bien capables d'activer, de retarder, d'inhiber, de modifier jusqu'à un certain point l'allure de telle ou telle différenciation; elles n'interviennent pas à proprement parler dans le déterminisme du plan général de l'organisation⁽¹⁾.

(1) A moins qu'elles n'arrivent à provoquer une variation constitutionnelle, héréditaire, du protoplasme-type de l'espèce considérée.

CHAPITRE II

SIGNIFICATION DE L'EMBRYON PRIMAIRE L'ONTOGÉNÈSE ET LE PASSÉ DE L'ESPÈCE L'ARCHINAUPLIUS

En décrivant les aspects successifs que revêt l'embryon dans l'œuf, nous avons fait une constatation d'importance primordiale : le développement embryonnaire ne paraît pas tendre d'une façon régulière et directe vers la réalisation de la larve mobile qui sera mise en liberté à l'éclosion. Certaines périodes sont marquées par l'apparition des ébauches d'une série donnée d'appendices, qui se montrent presque simultanément ou bien se succèdent avec une grande rapidité ; entre ces périodes s'intercalent des phases d'arrêt, durant lesquelles il n'apparaît point de nouvelles ébauches, tandis que les parties existantes s'organisent et poussent plus ou moins loin leur différenciation. D'autre part, nous avons vu qu'une portion seulement du corps provient directement des tissus de l'aire embryonnaire primitive (tissus primaires), tandis qu'une autre est engendrée par le bourgeonnement d'une zone germinative subterminale (tissus secondaires) ; or, cette dernière portion ne commence à se développer que lorsque la première a achevé de s'organiser en un *embryon primaire*, dont tous les différents segments, avec leurs appendices, sont bien individualisés. Quelle est la signification de ces différentes particularités ? Il est impossible, à mon sens, de les expliquer autrement qu'en y voyant la trace matérielle et effective du passé du phylum.

Nous savons qu'il se constitue d'emblée, dans l'amas cellulaire qui s'est formé autour et en avant du blastopore, par condensation des éléments blastodermiques, une première forme embryonnaire, qui possède, à l'état d'ébauches, toutes les parties du corps et tous les appendices qui existent dans une larve *nauplius* libre : les différents organes pairs caractéristiques se

sont montrés à peu près simultanément, et, sitôt que leurs ébauches ont apparu, il survient un temps d'arrêt prolongé dans la formation de la série des appendices; cette période d'arrêt, qui dure près d'une semaine chez *L. serratus* et *L. squilla* (dans les élevages faits en juin et juillet), est marquée en outre par une forte contraction d'ensemble de la lame embryonnaire. L'organisme traverse donc dans l'œuf une phase nauplienne parfaitement caractérisée; qu'il y ait ou non à ce moment rejet d'une cuticule exuviale, elle marque dans l'histoire du développement un épisode extrêmement tranché. Il semble que les forces morphogènes tendent à esquisser rapidement et d'emblée le croquis d'un *Nauplius* (pl. I, fig. 5 à 7; pl. II, fig. 9 a et 11 a).

Sans doute, ce croquis semble présenter quelques anomalies. Par exemple, au lieu d'un œil nauplien, nous trouvons déjà les ébauches des deux ophthalmopodes. Il n'y a pas à s'étonner de l'absence de l'œil impair et médian, puisque cette forme embryonnaire n'est qu'une esquisse où il n'y a pas encore de différenciations histologiques bien marquées; et d'ailleurs, comme cet œil impair ne joue à aucun moment un rôle fonctionnel de quelque importance, contrairement à ce qui se passe quand le développement larvaire comporte un *Nauplius* libre, il est naturel que le moment de son apparition se trouve notablement retardé. Les yeux composés, au contraire, portés par les ophthalmopodes, remplissent des fonctions très importantes dès l'éclosion et pendant toute la durée de la vie larvaire; je me suis rendu compte en effet, en étudiant le comportement des larves (S., 1922), que, parmi les excitations périphériques qui conditionnent l'activité normale de l'organisme, les impressions visuelles jouent un rôle de tout premier ordre. Or, d'une façon générale, plus est grande l'activité métabolique d'un organe, ou plus est essentielle la part qu'il prend dans le fonctionnement physiologique total de l'individu, plus aussi son empreinte est fortement marquée dans le patrimoine héréditaire, et plus il tend à se différencier de bonne heure au cours de l'ontogénèse.

Les antennes de la deuxième paire nous montrent un phénomène inverse; nous avons vu en effet que leurs ébauches semblent présenter constamment un léger retard sur celles des

appendices immédiatement antérieurs et immédiatement postérieurs (pl. II, fig. 9 a). Or, il est certain que ces organes, qui transmettent surtout des impressions tactiles banales, sont incomparablement moins importants, au point de vue fonctionnel, que les mandibules, qui forment de puissants organes masticateurs fortement musclés, et que les antennes I, qui remplissent un rôle capital, durant toute la vie postlarvaire, non pas tant comme organes de l'olfaction, mais comme organes de l'équilibration.

Enfin, on ne peut manquer d'être frappé de voir le corps de notre embryon nauplien montrer une segmentation qui n'apparaît pas dans le *Nauplius*; en effet, prostomium, segment buccal et segment mandibulaire, sont nettement individualisés et correspondent à autant de territoires bien délimités de la lame embryonnaire (pl. I, fig. 7, et pl. II, fig. 11 a). En réalité, ces territoires sont mis en évidence grâce à la disposition des tissus profonds, nerveux et mésodermiques, formés de cellules encore indifférenciées; ces tissus se montrent condensés dans chaque segment suivant une large bande transversale, qui s'intercale entre le vitellus et le revêtement épidermique; ils déterminent par suite, dans ce dernier, de légères surélévations séparées par des sillons superficiels plus ou moins profondément marqués.

La phase nauplienne paraît se retrouver avec la même netteté chez tous les Décapodes qui éclosent à un stade plus avancé que le stade *nauplius*, quelque condensé que soit leur développement. Par contre, le processus est déjà plus ou moins altéré dans les groupes tels que les Mysidacés et les Isopodes, où il n'y a jamais de véritable larve *nauplius*, et où la première forme libre et mobile, au sortir de la chambre incubatrice maternelle, a partout une constitution générale qui ne diffère pas fondamentalement de celle de l'animal parfait.

Chez les Mysidacés par exemple (BERGH, 1893 a), la zone d'accroissement subterminale entre en activité d'une façon remarquablement précoce. Cette activité n'est pas loin de s'éteindre au moment où achèvent seulement de se dessiner les ébauches des appendices naupliens; il en résulte que, lorsque la dernière paire de ces ébauches, qui correspond aux mandibules, vient de s'organiser, elle se trouve séparée du telson

par une longue lame de tissus secondaires, dans laquelle tous, ou presque tous les segments postnaupliens sont déjà représentés. Les choses semblent se passer de la même façon chez les Isopodes. Dans ces deux derniers groupes, il n'y a donc plus à proprement parler de véritable embryon nauplien. On peut seulement distinguer dans l'embryon une *région nauplienne*, qui porte les organes caractéristiques du *Nauplius*; ces derniers seuls prennent naissance en avant des tissus secondaires, aux dépens des matériaux qui formaient l'ensemble de l'aire embryonnaire avant que les téloblastes ne se mettent à bourgeonner. D'autre part, un temps d'arrêt très marqué suit encore l'apparition de ces organes naupliens, qui acquièrent même un assez grand développement avant que les ébauches d'autres appendices ne commencent à se montrer plus en arrière.

Enfin, il peut arriver que les membres naupliens ne se forment plus d'une façon particulièrement précoce. Cela paraît être le cas chez les Amphipodes, bien que nos connaissances sur l'embryogénie de ces Crustacés soient fort rudimentaires et imprécises. Chez *Gammarus pulex* par exemple, ils ne s'ébauchent qu'assez tardivement, et leur apparition ne semble pas précéder d'une façon bien marquée celle de la plupart des membres du péréion (BERGH, 1893 *b*, pl. XIII, fig. 16). Mais ici encore, il est peu douteux, d'après les figures de BERGH, qu'ils se différencient dans une masse de tissus primaires, qui n'est autre que l'aire embryonnaire primitive, tandis que ceux du péréion prennent naissance dans une lame cellulaire d'aspect tout différent, remarquable par l'alignement régulier de ses éléments, et qui est manifestement d'origine secondaire.

Qu'il se forme avant le début de la croissance subterminale du corps un véritable embryon nauplien parfaitement caractérisé, ou que les tissus secondaires postnaupliens se développent très tôt, avant toute différenciation de l'aire embryonnaire primitive, celle-ci donne directement naissance, dans tous les cas, à une portion du corps qui englobe le prostomium et le telson et porte toujours en outre les deux premiers appendices segmentaires : antennes II et mandibules; elle comprend donc tout ce qu'il y a d'essentiel, toutes les parties qui sont bien différenciées et reconnaissables de prime abord, dans le corps de la larve *nauplius*, telle qu'elle apparaît, sous sa forme la

plus simple et la plus typique, par exemple chez *Penæus* et chez les Eucopépodes.

Tous ces faits s'expliquent d'eux-mêmes si l'on admet que tous les Crustacés dérivent d'ancêtres qui éclosaient sous l'aspect d'une larve *nauplius* libre et mobile. Le moment de sa libération correspondait à un accroissement subit et considérable de l'activité métabolique, par conséquent à l'établissement d'un système anatomo-physiologique qui devait marquer son empreinte d'une façon particulièrement profonde sur la constitution intime du patrimoine héréditaire; les forces morphogènes qui réglaient la distribution des matériaux cellulaires dans l'œuf étaient exclusivement dirigées, tout d'abord, vers la réalisation immédiate et directe de cette première forme larvaire. L'empreinte a été si forte que la trace du stade *nauplius* s'est conservée dans les cas où il y a eu condensation de l'ontogénie, et où, grâce à l'abondance de la provision de nourriture emmagasinée dans l'œuf, l'embryon a pu poursuivre plus loin son développement; extrêmement précise chez tous les Décapodes, elle paraît tendre à s'effacer ailleurs; néanmoins elle est encore partout plus ou moins nettement reconnaissable, même dans les groupes où la vie larvaire a été totalement ou presque totalement supprimée.

*
* *

Nous avons vu que, dans l'embryon des Palémoninés, il se développe encore, en arrière des membres naupliens, avant que la zone germinative ne commence à fonctionner, deux nouvelles paires d'appendices, correspondant aux maxilles I et II, et marquant la première différenciation des deux derniers céphalonites; ceux-ci s'organisent donc sur place, dans les tissus primaires qui appartiennent à la région postérieure du corps de l'embryon nauplien. Or, nous savons qu'il en est autrement chez les Mysidacés et les Isopodes, où la lame des tissus d'origine téloblastique est contiguë aux ébauches des mandibules, et où les deux paires de maxilles doivent donc se former dans la partie du corps qui vient secondairement se surajouter à l'aire embryonnaire primordiale.

On pourrait être tenté de regarder comme primitive la disposition réalisée dans le groupe Mysidacés-Isopodes, puisqu'elle révèle une différence d'origine entre les appendices naupliens, d'une part, et l'ensemble des appendices situés plus en arrière, d'autre part. Il y a tout lieu de croire cependant qu'il s'agit là d'une modification secondaire et que le premier cas représente le mode primitif et fondamental. Il n'est pas douteux, en effet, que les processus du développement ont été beaucoup plus altérés chez les Mysidacés et les Isopodes, où il n'est plus possible de reconnaître, à aucun moment, un véritable stade *nauplius* ; cela est dû à ce que la seconde phase de l'embryogénèse, celle qui consiste dans le bourgeonnement de nouveaux somites à partir d'une zone germinative préanale a chevauché fortement sur la première ; il s'est produit une *hétérochronie* très marquée dans le développement des différentes parties du corps. Nous savons qu'il existe en arrière des mandibules, dans l'embryon nauplien des Décapodes, une zone particulière formée de plusieurs rangées successives de grosses cellules ectodermiques, qui forment comme une réserve de matériaux encore indifférenciés ; ce sont les cellules de la dernière rangée, en contact avec le bord antérieur du telson, qui se transforment en téloblastes (pl. II, fig. 9 à 11). Par suite d'une sorte de condensation, en rapport avec la différenciation précoce et l'entrée en activité immédiate de la zone d'accroissement subterminale, cette partie du corps se réduit, chez les Mysidacés-Isopodes, à une rangée transversale unique de grosses cellules, qui deviennent précisément les ectotéloblastes, et au-dessous desquelles viennent se disposer les mésotéloblastes ; on ne voit plus subsister chez eux une large bande d'éléments primaires indifférenciés entre le telson et les tissus où s'organisent les appendices naupliens.

Nous ne possédons malheureusement aucune indication bien précise sur la façon dont bourgeonnent les nouveaux segments du corps dans le *Nauplius* du *Penæus* ou des Eucopépodes. Toujours est-il qu'un espace appréciable sépare, chez ces derniers, la zone de bourgeonnement du niveau de l'insertion des mandibules, et je suis à peu près persuadé que, dans le *Nauplius* typique, la partie du corps qui s'étend en arrière des trois paires d'appendices caractéristiques a la même valeur que dans

l'embryon nauplien des Palémoninés et contient en puissance les deux segments maxillaires.

On peut s'étonner de voir que les appendices propres à ces derniers segments ne s'ébauchent même pas, durant tout le cours de la vie embryonnaire et une partie de la vie larvaire, dans les formes qui éclosent au stade *nauplius*, pendant que les appendices antérieurs acquièrent un grand développement et parachèvent leur différenciation. On est alors en droit de se demander si ce retard n'est pas une modification secondairement acquise. Il est en effet remarquable que, dans un très grand nombre de formes, les deux paires de maxilles tendent à se montrer plus tardivement encore, après qu'ont été formés un certain nombre des membres du tronc, de sorte que l'apparition des différents appendices ne se fait plus suivant un ordre régulier d'avant en arrière.

Chez les Décapodes, qu'ils éclosent à l'état de larve *nauplius* ou à un stade très avancé de leur développement, maxilles I et maxilles II se montrent encore constamment avant les membres du péréion. L'ordre normal a été conservé également chez les Euphausiacés, les Leptostracés, les Eucopépodes libres ; mais, déjà dans les formes les plus spécialisées de ce dernier groupe, on voit que les ébauches des pattes natatoires antérieures, dès qu'elles ont apparu, prennent de l'avance et se différencient plus rapidement que les deux paires de maxilles (et aussi que la paire de maxillipèdes), qui demeurent un certain temps encore à l'état de bourgeons rudimentaires. Dans la généralité des Branchiopodes, les ébauches des appendices maxillaires ne deviennent apparentes qu'à un moment où un plus ou moins grand nombre des membres du tronc se sont développés ; il en est de même encore chez les Cirripèdes (chez ceux du moins où il apparaît des maxilles).

Dans leurs traités classiques, KORSCHULT et HEIDER (1893), puis CALMAN (1909), se fondant sur les travaux de NUSBAUM, parlent de la naissance simultanée des deux derniers appendices du céphalon et de ceux du péréion. En ce qui concerne les Mysidacés, je n'ai trouvé dans le mémoire de NUSBAUM (1887) aucune indication relative au moment où se forment les maxilles ; mais ses figures montrent nettement qu'elles sont encore inexistantes alors que les ébauches des huit paires de péréiopodes sont

déjà bien formées (N., pl. V, fig. 11). La même conclusion se dégage de l'examen d'une des figures très précises données par BERGH (1893 a, pl. XXVIII, fig. 21), où l'on distingue, immédiatement en arrière des mandibules, deux somites encore dépourvus de toutes traces d'appendices, tandis que ceux des somites suivants commencent à s'ébaucher. De même, dans les figures 15 et 16 de la planche qui accompagne le mémoire de BERGH relatif à *Gammarus pulex* (1893 b), on voit que, entre la portion du corps qui porte les rudiments des appendices naupliens et celle qui porte les rudiments des premiers appendices du tronc, s'étend un intervalle qui ne présente aucune ébauche paire reconnaissable.

Ce retard dans la formation des maxilles est certainement en relation avec le fait qu'elles prennent en général un développement moindre que la plupart des autres appendices et que ces organes ne sont jamais le siège d'une activité métabolique bien intense; cela s'applique même aux cas où l'exopodite des maxilles II est spécialement différencié de façon à déterminer par ses mouvements un courant d'eau respiratoire dans la chambre branchiale (scaphognathite des Décapodes); ce n'est alors qu'une mince lame aplatie, dont les oscillations n'exigent pas la présence d'un appareil musculaire bien puissant et ne doivent entraîner qu'une consommation d'énergie assez restreinte. Souvent d'ailleurs ces organes n'offrent plus que des dimensions fort réduites, particulièrement chez les Branchiopodes. Parmi les Copépodes, même sans tenir compte des formes parasites, on observe différents degrés de réduction des maxilles I (Harpacticidés et autres). Les maxilles II n'apparaissent plus qu'à l'état d'ébauches transitoires dans l'embryon des Cladocères et disparaissent totalement chez l'adulte; elles semblent ne plus se montrer à aucun moment chez les Ostracodes.

La réduction des maxilles me paraît susceptible d'expliquer, dans le cas des Mysidacés et des Isopodes, non seulement l'apparition tardive de leurs ébauches, mais encore le fait que la région postérieure du céphalon, qui leur sert de support, a cessé d'être représentée dans l'aire embryonnaire primitive.

*
* *

D'après les considérations qui précèdent, il y a tout lieu de penser que, dans la souche ancestrale des Crustacés, les différents appendices segmentaires du céphalon avaient tous la même valeur et étaient construits sur le même plan ; ce plan devait être d'ailleurs fondamentalement le même que celui des appendices des segments suivants. C'est précisément ce que montrent les Trilobites, que l'on est conduit de plus en plus, à la suite des découvertes des paléontologistes américains, à considérer comme extrêmement proches du type synthétique qui a donné naissance aux différents ordres de Crustacés ; chez eux en effet, comme l'indiquent les reconstitutions données par BEECHER, WALCOTT et RAYMOND, on trouve en arrière du prostomium, qui porte les deux yeux composés et les antennes, homologues des antennes I des Crustacés, quatre paires d'appendices céphaliques semblables, tous biramés et munis d'un puissant gnathobase ; ils correspondent respectivement aux antennes II, aux mandibules, aux maxilles I et aux maxilles II des Crustacés. Chez ces derniers, les appendices du céphalon, primitivement à peu près équivalents aux points de vue structural et fonctionnel, se sont diversifiés, par suite d'une division du travail et d'une spécialisation de plus en plus marquée ; au cours de cette différenciation, ceux des deux dernières paires se sont réduits ; corrélativement, leurs ébauches ne se sont plus formées qu'à une phase de plus en plus tardive de l'ontogénèse, tandis que, par une sorte de balancement compensateur, les appendices naupliens, apparus d'une façon plus précoce, acquéraient un grand développement et devenaient de puissantes rames natatoires.

Le *Nauplius* nous apparaît donc comme une forme larvaire secondairement modifiée, traduisant sans doute une adaptation plus prononcée à la vie pélagique. Il y a tout lieu d'admettre, chez les ancêtres des Crustacés, l'existence d'une larve qui différerait du *Nauplius* par la présence d'un plus grand nombre d'appendices. Le corps de cet « *Archinauplius* », constitué par le céphalon et le telson, portait, outre les organes sensoriels du prostomium, quatre paires d'appendices segmentaires plus

ou moins semblables, correspondant aux quatre premiers somites (les céphalonites), seuls existants.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que la larve *protaspis* des Trilobites, du moins sous sa forme la plus simple, paraît être fondamentalement composée des mêmes parties, ce qui est un argument de poids en faveur de notre manière de voir, étant donnée la parenté initiale des deux groupes. Dans beaucoup de Trilobites, la première forme larvaire semble déjà comporter, en arrière du céphalon, un certain nombre de somites thoraciques, bien que ces derniers puissent n'être pas encore parfaitement individualisés et n'être délimités que d'une façon fort vague. Dans d'autres espèces, par contre, le corps de la larve comprend seulement le céphalon et le pygidium, qui sont directement contigus; le cas est remarquablement net, par exemple, dans le *Trinucleus ornatus*, bien connu depuis les travaux de BARRANDE. Plus tard, entre ces deux parties fondamentales apparaîtront successivement, les uns à la suite des autres, les divers segments du thorax. Il faut bien dire que le pygidium des Trilobites diffère du telson des Crustacés en ce qu'il s'y manifeste ordinairement une segmentation plus ou moins nettement indiquée, et qu'il s'y développe ventralement des appendices semblables à ceux des somites thoraciques; il lui est cependant comparable, puisque c'est immédiatement avant de lui, le long de son bord antérieur, que se forment, par bourgeonnement, la plus grande partie des segments du corps.

On ne manquera pas de présenter l'objection suivante: Si l'on cherche à établir quelle est exactement la constitution de l'organisme Crustacé au stade *nauplius*, il est de toute évidence qu'il faut s'adresser, pour résoudre ce problème, à des formes qui possèdent une larve *nauplius* libre, et non à des espèces où le développement est plus condensé, et où se réalise seulement, dans l'œuf, une ébauche nauplienne sans organes différenciés, comme c'est le cas chez les Palémoninés.

L'objection ne me paraît nullement valable. Nous avons déjà insisté, et nous ne saurions trop y revenir, sur le fait que, chez les Décapodes à œufs riches en vitellus, l'aire embryonnaire est formée de protoplasme pur. Les éléments qui lui ont donné naissance, primitivement inclus dans la masse des réserves vitel-

lines, en ont émergé peu à peu et sont venus s'accoler les uns aux autres, en formant une lame protoplasmique superficielle relativement mince parsemée de très nombreux noyaux, parfois si denses qu'ils se compriment mutuellement. Par toute sa face profonde elle reçoit directement les produits assimilables élaborés par le travail des vitellophages ; par elle-même elle est à peu près exclusivement le siège de phénomènes de synthèse, d'édification protoplasmique. Cet ensemble de conditions est des plus propices pour que les processus ontogénétiques revêtent une allure aussi schématique que possible. Il n'en est pas de même dans le *Nauplius* libre, dont le corps est formé d'un petit nombre de très grosses cellules chargées d'enclaves vitellines, comme le remarque KISHINOUE (1900) en étudiant les formes larvaires du *Penæus*. Certes, les organes naupliens sont seulement ébauchés, au stade correspondant, dans l'embryon du *Caridea*, parce qu'ils n'auront à fonctionner que bien plus tard ; mais le mécanisme qui préside à l'allongement de la partie postérieure du corps, par bourgeonnement de nouveaux somites, peut s'y manifester dans toute sa pureté. Alors que la zone germinative subterminale est incapable de s'individualiser bien nettement dans les quelques grosses cellules, alourdies de deutoplasme, qui existent dans la région correspondante du corps chez le *Nauplius* libre, elle apparaît avec une remarquable netteté chez les *Caridea*, où la limite est bien définie entre les tissus secondaires qui en proviennent et les tissus primaires préexistants.

Il est certain d'autre part que, malgré la condensation du développement, l'essence même des processus n'a pas été altérée chez les *Caridea*, comme en témoignent surtout la réalisation immédiate d'un embryon nauplien parfaitement caractérisé et l'apparition des deux derniers appendices du céphalon avant tout bourgeonnement de nouveaux somites. Nous sommes donc fondé à généraliser les conclusions tirées de l'étude de l'embryon primaire des Palémoninés, et à considérer désormais le *Nauplius* des Crustacés comme un organisme constitué fondamentalement par l'ensemble du céphalon et du telson.

CHAPITRE III

SIGNIFICATION DE L'EMBRYON PROZOÉEN

La lame embryonnaire, dès le moment où les matériaux qui la constituent sont suffisamment nombreux et suffisamment condensés, s'organise donc tout d'abord en un embryon nauplien, et nous voyons dans ce fait la trace effective d'un passé lointain où les ancêtres des *Caridea* éclosaient sous la forme d'une larve *nauplius*.

Après une période d'arrêt, les deux paires de maxilles ont encore le temps d'apparaître avant que ne commencent à bourgeonner les nouveaux somites qui viendront se surajouter à ceux du céphalon. Il en résulte que, vers la fin de son évolution, l'embryon primaire représente assez bien ce que devait être, avant l'éclosion, l'ébauche embryonnaire de l'*Archinauplius*, avec les rudiments de tous les appendices céphaliques.

Puis, après un nouvel arrêt, commence la deuxième phase de l'embryogénèse, caractérisée surtout par l'allongement graduel du corps, qui se fait par le jeu des téléblastés. Or, dès ce moment, tous les processus morphogénétiques semblent dirigés vers la formation directe et très rapide d'un embryon prozoéen, qui représente exactement l'ébauche d'une larve *Zoea*. Les choses se passent de la même façon chez les Palémoninés à très gros œufs, qui naissent, non plus sous l'aspect d'un véritable *Zoea*, mais déjà pourvus de tous leurs appendices, à la seule exception des uropodes; l'embryon primaire fait place tout d'abord à un embryon prozoéen très bien caractérisé, identique à celui des formes à petits œufs qui éclosent au stade *Zoea*. Ici encore, les somites du pléon s'individualisent avant les cinq derniers somites du péréion; un arrêt prolongé se produit dans le développement des appendices successifs dès qu'ont apparu les maxillipèdes, et c'est bien plus tard que la

région postérieure du péréon, avec les cinq paires de pattes, commencera à s'accroître et à se différencier.

Nous n'insisterons pas davantage ici sur ces considérations, car nous reviendrons sur ce point lorsque nous étudierons les différentes formes larvaires des Palémoninés et essaierons d'établir le déterminisme de la condensation progressive de l'ontogénèse. Des faits exposés, la conclusion suivante me paraît néanmoins se dégager, dès à présent, avec une suffisante netteté : de même que la réalisation momentanée d'un embryon nauplien traduit le souvenir lointain d'une première forme larvaire ancestrale, la présence constante d'un embryon prozoéen dans l'œuf des *Caridea*, quel que soit l'état de développement sous lequel ils commencent leur vie libre, démontre que la forme souche de ce phylum éclosait sous la forme d'une *Zoea* typique. Contrairement à ce que pensent certains auteurs, les formes à gros œufs dérivent sans aucun doute des formes à petits œufs, et l'évolution s'est faite dans le sens d'un accroissement progressif de la masse des réserves vitellines, et par suite, d'une prédominance de plus en plus marquée du développement embryonnaire sur le développement larvaire.

CHAPITRE IV

LA FORMATION DE LA PAPILLE CAUDALE ET LE DÉTERMINISME DE LA FLEXION VENTRALE DU CORPS. — HÉRÉDITÉ OU CAUSES ACTUELLES

L'embryon des Palémoninés, comme celui de tous les Décapodes, se trouve replié sur lui-même, à l'intérieur de l'œuf, de telle façon que l'abdomen, qui se dirige d'arrière en avant, s'applique sur la face ventrale du céphalothorax. Il est évident qu'une telle courbure doit inévitablement se produire, puisque l'organisme qui sera mis en liberté à l'éclosion est beaucoup plus long que le grand axe de l'œuf dans lequel il s'est développé. Mais, ce qu'il y a de remarquable, c'est que la flexion ventrale se manifeste dès un stade extrêmement précoce de l'ontogénèse, pendant que s'organise l'embryon nauplien (pl. I, fig. 7 ; pl. II, fig. 11 à 13). Tout se passe comme si l'on pinçait à ce moment la partie postérieure de la lame embryonnaire, de façon à y faire naître un pli saillant transversal, que l'on rabattait ensuite vers l'avant. Comme la papille caudale ainsi produite renferme la zone germinative, qui préside à l'allongement du corps, tout le puissant abdomen de l'embryon prozoéen s'étendra d'arrière en avant, le telson venant à un moment donné recouvrir le pôle antérieur de l'œuf.

Il est difficile, dans ces conditions, de considérer la formation du repli caudal comme le résultat d'une simple déformation mécanique et de la comparer à ce qui se produit lorsqu'on voit se plisser un feuillet ou un organe obligés de se développer dans un espace trop étroit. L'embryon en effet ne recouvre encore à ce moment qu'une surface relativement restreinte de la masse vitelline, et sa longueur est au plus égale à la moitié du grand axe de l'œuf. Aucun obstacle mécanique ne paraît s'opposer à ce que le développement de la partie postérieure du corps se fasse normalement d'avant en arrière, et à ce que

la lame embryonnaire prenne simplement l'aspect d'un ruban, de plus en plus allongé, comme cela se passe par exemple chez les Isopodes et chez les Amphipodes.

On pourrait considérer, il est vrai, que, sitôt l'embryon nauplien nettement individualisé, et par suite des corrélations qui s'établiraient à ce moment entre les différentes parties de l'œuf, l'ensemble de l'ectoderme du sac vitellin est déterminé d'une façon rigoureuse et définitive comme représentant la paroi dorsale du céphalothorax ; il correspondrait à une unité morphologique, de forme précise ; par suite, il s'opposerait dans une certaine mesure à la déformation que tendrait à lui faire subir le bord postérieur de la lame embryonnaire en empiétant sur son domaine ; la résistance ainsi rencontrée serait la cause déterminante de la formation d'un repli caudal. Si, chez les Isopodes et les Amphipodes l'embryon peut dès le début s'allonger normalement d'avant en arrière à la surface de l'œuf, offrant par suite, dans son ensemble, une courbure dorsale de plus en plus prononcée, cela serait dû à la différenciation plus tardive de la paroi dorsale du corps ⁽¹⁾.

Ce point de vue ne peut être maintenu et ne résiste pas un instant à l'examen des faits. Lors du développement de l'embryon prozoéen, l'ectoderme périvitellin est aisément refoulé par le bord antérieur de la lame embryonnaire (fig. XVI, p. 148) et n'oppose aucune résistance effective à sa rapide progression à la surface du vitellus. Ce n'est qu'au moment où la partie céphalothoracique de l'embryon a acquis son extension définitive, et après l'involution d'une grande partie de l'ectoderme dorsal au niveau de la plaque apicale, que s'organise le revêtement épithélial définitif de la carapace, aux dépens de ce qui subsiste des éléments du sac vitellin. Ceux-ci seraient d'autant plus

(1) Cette différenciation s'accompagne, chez les Isopodes, d'un enfoncement dans le vitellus de l'ectoderme dorsal compris entre les extrémités céphalique et caudale de l'embryon ; celui-ci est donc, dans l'ensemble, recourbé dorsalement : il est du type *notoflexe*. Chez les Amphipodes au contraire, la paroi dorsale, au moment de sa différenciation, reste contiguë à la membrane vitelline et contraint les deux extrémités du corps à se replier ventralement, de sorte que l'embryon, après avoir évolué tout d'abord suivant le type *notoflexe*, devient *gastroflexe*, comme celui des Décapodes. Cette terminologie de E. van BENEDEN (1870) n'a pas grande raison d'être ; elle n'est même pas sans inconvénients dans le cas présent, puisqu'elle conduirait à réunir dans une même catégorie Amphipodes et Décapodes, où la flexion ventrale est réalisée par des mécanismes tout différents.

aisément refoulés, au stade de l'embryon nauplien, qu'ils ne forment à ce moment qu'un réseau cellulaire beaucoup plus lâche ; il ne peut être question de considérer l'ectoderme péri-vitellin comme formant dans son ensemble une véritable carapace ; il ne représente pas plus la face dorsale du corps que la paroi de la vésicule ombilicale d'un embryon de Vertébré ne représente une portion de la paroi ventrale définitive de cet embryon. C'est en quelque sorte un tissu extra-embryonnaire, situé en dehors des coordinations qui unissent les différentes parties de l'organisme en voie de développement.

L'observation attentive des faits montre d'ailleurs que la première indication du sillon sternal, qui marque le début de la courbure du corps, n'est certainement pas en relation avec la croissance de la partie postérieure de la lame embryonnaire, et ne peut être due à une résistance qui s'opposerait à l'allongement de cette lame. Ce n'est que secondairement qu'une active multiplication cellulaire entre en jeu, à l'arrière de l'embryon nauplien, et concourt à l'approfondissement graduel de la fente sternale et à l'allongement corrélatif de l'extrémité caudale du corps.

*
* *

Nous avons vu qu'il est difficile de se refuser à admettre que les *Caridea* dérivent de formes qui pondaient des œufs bien moins riches en substances de réserve et d'où sortait un *Nauplius*, comme c'est actuellement le cas chez *Euphausia* ou chez *Penaeus*. Dans de telles formes, il est plus malaisé d'établir une distinction bien nette entre une aire embryonnaire ventrale et un sac vitellin dorsal ; on doit plutôt considérer que la masse totale de l'œuf se transforme progressivement en un organisme nauplien, renfermant à l'intérieur de son corps ce qui subsiste des matériaux nutritifs. Il semble que l'on n'ait pas observé de cas où la région caudale du *Nauplius* se trouve franchement repliée dans l'œuf avant l'éclosion ; mais, pour peu que le développement embryonnaire se poursuive un peu plus loin, l'extrémité postérieure du corps, qui s'allonge par suite de la formation de nouveaux somites, est bien obligée de s'incurver. Cette particularité qui, à l'origine, répond à une

simple déformation mécanique, ne serait-elle pas devenue héréditaire, de telle sorte qu'elle aurait été conservée au fur et à mesure que l'œuf, au cours de l'évolution du phylum, accumulait une plus abondante provision de nourriture ? Dans la lame embryonnaire, qui n'occupe plus qu'un territoire restreint à la surface de cet œuf, la flexion primitive réapparaîtrait dès lors en l'absence des conditions qui l'avaient autrefois directement provoquée.

Cette manière de voir est bien difficilement acceptable. Nous savons en effet que la courbure du corps se manifeste, chez les *Caridea*, avant même que le stade de l'embryon nauplien ne soit tout à fait parachevé ; il est difficile, par conséquent, d'y voir une sorte de souvenir d'une déformation autrefois liée à l'adjonction d'un certain nombre de somites postnaupliens. D'autre part, dans tous les cas où cette déformation paraît bien dépendre de l'allongement de l'embryon emprisonné dans les enveloppes de l'œuf, par exemple chez les Entomostracés qui dépassent le stade *nauplius* au cours de l'embryogénèse, ce n'est pas une flexion ventrale, mais une flexion dorsale, qui se produit. Enfin, il est difficile de concevoir qu'une déformation mécanique, déterminée par une résistance matérielle, puisse influencer sur la constitution de l'œuf et s'inscrire dans la structure intime du protoplasme spécifique ; on sait qu'il n'est plus guère de biologistes qui admettent la possibilité de la transmission héréditaire des variations de cette nature.

Le reploiment de la lame embryonnaire n'est-il pas alors la manifestation précoce d'un caractère propre à l'organisme libre, larvaire ou adulte ? Une fois apparue, la courbure ne pourrait que s'accentuer, déterminant d'une façon définitive l'attitude de l'embryon dans l'œuf et la direction suivant laquelle est obligé de se faire l'allongement de son extrémité caudale. Or, si l'on cherche à reconnaître, soit chez la larve, soit chez l'animal parfait, une flexion ventrale, c'est entre les troisième et quatrième pléonites qu'on la trouve, la portion distale de l'abdomen, avec les trois derniers somites, le telson et l'éventail caudal, formant un ensemble synergique, dont les mouvements de flexion déterminent de brusques sauts en arrière. Lorsque l'abdomen est tout entier en extension, cette courbure

particulière ⁽¹⁾ est encore apparente, du moins chez les types nageurs, et se traduit par une forme spéciale du troisième pléonite, qui est plus ou moins bossu dorsalement. Il est évidemment impossible de reconnaître à ce caractère une importance primordiale, qui serait susceptible d'expliquer son apparition à un stade extrêmement précoce, au moment où se dessinent les traits fondamentaux de l'organisation. Il n'est d'ailleurs jamais reconnaissable dans l'embryon âgé, pourvu d'un abdomen bien développé et segmenté. Chez ce dernier, le corps se replie ventralement au niveau de l'articulation du céphalothorax avec l'abdomen; or, dans l'organisme libre, on observe au contraire à ce niveau une flexion dorsale de l'axe du corps, surtout prononcée dans les formes nageusés ⁽²⁾.

*
* *

A mon avis, la seule explication plausible de la déformation précoce que subit dans l'œuf la lame embryonnaire des *Caridea* est la suivante. Sous l'action des forces internes morphogènes, cette lame se différencie de façon à édifier d'emblée la face ventrale, ou neurale, d'un embryon nauplien; elle contient à l'état d'ébauches le système nerveux central et les organes sensoriels, puis des appendices mobiles adaptés à des fonctions diverses, c'est-à-dire tout un ensemble de tissus dominants, qui, dans l'organisme achevé, constitue un foyer d'activité fonctionnelle maxima; c'est lui qui imprime en quelque sorte son cachet à l'ensemble du système dynamique propre à l'être considéré; il tient sous sa dépendance les autres régions, par exemple celles dont la position est plus dorsale; celles-ci ne se différencieront que plus lentement et plus tardivement au cours de l'ontogénèse, ce qui est en rapport avec la diminution de l'activité métabolique qui s'observe, chez la plupart des Invertébrés, lorsqu'on passe de la face neurale du corps à la face dorsale.

(1) BOAS attribuait à ce caractère une grande importance systématique, d'ailleurs assez peu justifiée, et c'est pourquoi il avait créé le terme d'*Eucyphota*, souvent encore employé pour désigner les *Caridea*.

(2) Elle est particulièrement nette dans les petits *Caridea* de la famille des *Hippolytidae*, abondants parmi les algues le long de nos côtes.

Mais il est un autre foyer d'activité métabolique intense, reconnaissable comme tel au moins durant tout le cours de la vie larvaire : c'est l'extrémité caudale du corps. Celle-ci consiste, chez la larve, en un vaste éventail porté par un long pédoncule ; il est formé uniquement par le telson au début, tandis qu'à partir du troisième stade larvaire les uropodes viennent participer à sa constitution. Ce système ne fonctionne pas seulement comme une puissante rame capable de déterminer, par l'action des gros muscles contenus dans l'extrémité du pléon, de brusques mouvements saccadés ; c'est avant tout un important appareil d'équilibration, capable de subir des déformations variées, grâce au jeu d'un certain nombre de délicats faisceaux musculaires diversement orientés ; il est probable même, bien qu'il n'y ait pas de statocystes différenciés, qu'il est le point de départ de sensations spéciales en rapport avec l'attitude de l'animal ; d'ailleurs les dimensions relativement considérables du dernier ganglion de la chaîne ventrale, situé à la base de l'éventail caudal, cadrent bien avec l'idée qu'il représente un important centre réflexe plus ou moins autonome. J'ai montré (S., 1914) que la différenciation précoce des uropodes, qui précède toujours celle des autres appendices abdominaux dans les larves très mobiles issues de petits œufs, est sans doute en partie le résultat de l'activité métabolique intense de la région du corps où leurs ébauches se développent.

Par suite, dès les premières phases de la morphogénèse, alors que s'organisent les rudiments des appendices naupliens, la partie postérieure de la lame embryonnaire tend à s'organiser en une lame caudale à deux faces, l'une ventrale, l'autre dorsale ; elle ne peut évidemment réaliser ce dispositif qu'en se plissant transversalement. Ce sont donc les forces internes morphogènes qui sont responsables de la naissance de la papille caudale.

Il est bien évident que des causes purement actuelles peuvent alors intervenir, comme l'obstacle opposé par la présence d'une membrane vitelline, la disposition et les dimensions relatives de l'ébauche embryonnaire et du vitellus, etc., pour déterminer en partie la forme de la papille caudale, ou bien le sens suivant lequel elle devra se replier en s'appliquant à la surface de l'œuf. Nous savons que, chez les Décapodes, elle se

rabat ventralement, d'arrière en avant; mais les choses peuvent se passer différemment. Si l'aire embryonnaire occupe une bien plus grande surface, de façon que son extrémité postérieure, épousant la forme générale de l'œuf, s'incurve dorsalement, la lame caudale, au moment où elle se différencie, ne se rabat pas ventralement; elle s'individualise grâce à la formation d'une incisure qui prend naissance immédiatement en arrière de l'embryon pour s'enfoncer à l'intérieur de l'œuf; cette incisure sépare la face dorsale du telson de la paroi postérieure du sac vitellin. Ce mode de différenciation est bien net par exemple chez les Copépodes parasites qui éclosent à un stade plus avancé que le stade *nauplius* (Voir notamment les fig. 10, 12 et 13 de E. van BENEDEN, 1870, relatives à *Lernaeopoda Dahmanni* et *Anchorella brevicollis*). Dans l'un ou l'autre cas, il s'individualise une papille caudale sous l'action de causes purement internes; les conditions dans lesquelles se trouve actuellement placé l'organisme n'ont pas de prise sur l'essence même du processus, dont elles ne font que modifier plus ou moins l'allure.

*
* *

L'individualisation précoce d'une extrémité caudale libre, dans l'embryon des *Caridea*, serait donc en relation avec le fait que la larve est pourvue d'un appareil d'équilibration d'une grande importance fonctionnelle; cet appareil consiste en une lame caudale qui s'étale largement à l'extrémité d'un abdomen très allongé, et se trouve par conséquent porté à une grande distance des organes actifs de la natation (exopodites des péréiopodes). Chez les Isopodes et les Amphipodes, où un tel dispositif fonctionnel n'est jamais bien nettement réalisé, le telson, avec ses deux faces, supérieure et inférieure, ne se différencie que fort tardivement dans l'embryon, dont le développement se poursuit cependant très loin à l'intérieur de l'œuf. Or, il est du plus haut intérêt de noter que les Mysidacés se comportent sous ce rapport comme les Décapodes, bien que la plupart des traits fondamentaux de l'embryogénèse y soient essentiellement les mêmes que chez les Isopodes; nous allons

voir que cette particularité s'explique par des considérations qui viennent confirmer notre thèse.

Chez les Mysidacés, en effet, un repli caudal se dessine de très bonne heure, avant même que ne soient représentés, à l'état d'ébauches, les appendices naupliens de la dernière paire; il prend naissance dans une aire embryonnaire dont les dimensions sont encore très réduites, et donne lieu à la formation d'une fente sternale (Voir surtout les figures données par BERGH, 1893 a); c'est l'ébauche d'un éventail caudal. Dès le moment où elle s'individualise, l'extrémité postérieure du corps, exactement comme chez les Décapodes, se replie ventralement d'arrière en avant, de sorte que, tout en s'allongeant, l'abdomen s'appliquera sur la face ventrale du céphalothorax; l'embryon est du type gastroflexe. Puis, au moment de l'éclosion, lorsque la membrane vitelline est brisée, le corps se déploie et l'abdomen s'étale en arrière. Dès ce moment l'embryon, dont le développement se poursuit dans la chambre incubatrice maternelle, jusqu'à ce que tous les appendices de l'animal parfait soient bien développés, présente dans l'ensemble une courbure dorsale assez prononcée; il est devenu notoflexe.

La lame caudale se forme ici extrêmement tôt, déterminant la première attitude de l'embryon dans l'œuf, parce qu'elle représente la première ébauche d'un appareil hautement différencié. L'extrémité postérieure du corps des Mysidacés, avec le telson et les uropodes, est en effet comparable, par son rôle fonctionnel, à l'éventail caudal des larves des *Caridea*; son importance en tant qu'appareil d'équilibration est d'ailleurs bien marquée par la présence, dans les endopodites des uropodes, de statocystes; par les impressions qu'ils transmettent, ces organes doivent en outre contribuer pour une large part à l'entretien du tonus physiologique global, au même titre que les organes similaires que l'on trouve chez les *Caridea*, après la métamorphose, dans la hampe des antennes de la première paire. Ici encore, l'organisation remarquablement précoce de l'ébauche de la lame caudale dans l'aire embryonnaire est manifestement en rapport avec sa grande importance fonctionnelle dans l'organisme libre, ou, pour employer le langage de CHILD, avec le potentiel élevé de son activité métabolique.

RÉSUMÉ

Le développement embryonnaire s'accomplit tout entier dans une chambre incubatrice sous-abdominale, dont la différenciation est en rapport avec l'apparition de caractères sexuels secondaires tardifs. Un certain nombre d'entre eux ne sont que *transitoires* et disparaissent dans les intervalles qui séparent les périodes de ponte, leur manifestation étant actuellement liée à des changements qui se produisent dans le métabolisme interne au moment de la maturation des ovocytes ; le plus important consiste dans le développement de grosses soies chitineuses qui assurent la *fixation des œufs*.

Sauf indications contraires, les résultats exposés ci-dessous se rapportent spécialement à *Leander serratus* et à *L. squilla*, où le développement embryonnaire aboutit à la formation d'une larve *zoea*.

Dans l'œuf fécondé, cytoplasme et deutoplasme sont d'abord à peu près exactement centrés (œuf centrolécithique), le noyau étant médian ; mais il s'établit de bonne heure une *polarité*, qui permet de reconnaître un pôle protoplasmique et un pôle vitellin.

La segmentation proprement dite est précédée d'une phase de *multiplication nucléaire intravitelline*, durant laquelle il apparaît, avant tout clivage de l'œuf, quatre noyaux, logés dans un réseau syncytial de cytoplasme ; elle ne peut être mise en marche que lorsque les noyaux se sont suffisamment rapprochés de la surface, ce qui fait que, d'une façon générale, elle commence d'autant plus tardivement, et le nombre des noyaux formés dans la première phase est d'autant plus grand, que l'œuf est plus gros et plus riche en vitellus. Il semble qu'une excitation portée sur un œuf indivis, mais déjà plurinucléé, puisse provoquer un début de segmentation.

A aucun moment la segmentation n'est vraiment totale ; elle

donne naissance à une *morula*, formée d'une assise de segments vitellins périphériques, renfermant chacun une énergide munie de nombreux prolongements ramifiés ; à mesure que ces segments deviennent plus nombreux et plus étroits, les noyaux se rapprochent de la surface. La segmentation est légèrement mais nettement *inégaie*, et on distingue une calotte de micromères s'opposant à une calotte de macromères.

Les énergides contenues dans les macromères atteignent les premières la surface ; un certain nombre d'entre elles rebrous-sent alors chemin et s'enfoncent dans le vitellus central. Ces éléments endovitellins peuvent prendre naissance sur une plus ou moins grande étendue de la paroi de la *morula*, du côté du pôle vitellin ; puis, leur production se localise en un point voisin de ce pôle, où s'est constituée une petite *area* pluricellulaire, qui bourgeonne vers l'intérieur : c'est l'*aire blastoporique* ; celle-ci se creuse d'une excavation de forme irrégulière, le *problastopore*.

C'est alors seulement que le *blastoderme* achève de s'individualiser du côté du pôle protoplasmique, les énergides périphériques retirant leurs derniers prolongements intravitellins et s'étalant tout entières à la surface, où elles s'associent en un réseau d'éléments étoilés très aplatis. Les éléments migrants apparus dans le vitellus ne représentent qu'une sorte de *mésenchyme transitoire*.

La segmentation est essentiellement du type « *non déterminatif* ».

Le problastopore se réduit, et finalement sa partie postérieure subsiste seule, formant le *blastopore* définitif. Il ne se produit pas de véritable archentéron, et de la face profonde de l'*aire blastoporique* se détachent des éléments amiboïdes qui pénètrent isolément dans le vitellus, dont ils digèrent activement les matériaux ; ce sont les *vitellophages*.

Leur apparition coïncide avec une *dislocation du blastoderme*, dont les éléments se rendent indépendants les uns des autres et se mettent pour la plupart à *émigrer* à la surface du vitellus, en convergeant vers l'*aire blastoporique*. Il en résulte une importante concentration cellulaire dessinant deux bandelettes qui divergent comme les deux branches d'un V dont le blasto-

pore occupe la pointe ; c'est la première indication de l'*ébauche embryonnaire*.

Les vitellophages représentent à eux seuls tout l'*endoderme*. Lorsque leur émission cesse, il subsiste au niveau du blastopore un petit massif pluricellulaire, le *bouchon blastoporique*, qui devient du *mésoderme*. Une partie du mésoderme se forme en outre indépendamment de l'aire blastoporique, aux dépens de deux accumulations cellulaires superficielles, les *plaques méséctoblastiques*, situées à droite et à gauche et un peu en avant du blastopore. L'ensemble de l'aire blastoporique et des plaques méséctoblastiques forme une large *area*, le *disque germinatif*, qui fournit non seulement tous les tissus internes, mais encore presque tout l'ectoderme de la portion du corps qui s'étendra en arrière des appendices naupliens.

Dans l'ectoderme de ce disque se différencie une rangée transversale de petites cellules qui se répandent bientôt sur l'emplacement du blastopore, recouvrant les derniers éléments mésodermiques qui affleuraient encore à la surface ; elles forment une petite calotte ectodermique qui est la première ébauche du *telson*, et dans laquelle ne tarde pas à se dessiner une petite fossette qui représente l'*anus*.

Les vitellophages se portent peu à peu à la périphérie du vitellus où ils se disposent en une assise régulière, qui n'est qu'une *ébauche provisoire du mésentéron*. Le premier rudiment de la paroi épithéliale définitive de l'intestin moyen se forme aux dépens du *mésoderme*, à l'extrémité postérieure de l'aire embryonnaire. Le *proctodéum* s'allonge, à partir de la fossette anale, sous la forme d'un *cordon syncytial plein*, dans lequel se creuse ensuite une cavité axiale, qui s'étend progressivement de l'extrémité profonde jusqu'à l'anus. Une continuité parfaite s'établit entre l'épithélium de l'intestin postérieur et celui du premier rudiment de l'intestin moyen, ce qui peut donner l'illusion que ce dernier est d'origine proctodéale, c'est-à-dire ectodermique.

L'*épithélium intestinal mésodermique* tend à s'accroître, mais les mitoses qu'il esquisse sur son pourtour avortent au contact du vitellus, et il est bientôt remplacé dans sa tentative par des vitellophages, qui viennent s'accoler à ses bords et se transforment en cellules épithéliales. Le nouveau tissu s'étend peu

à peu d'arrière en avant, en s'incorporant au cours de sa progression les différents vitellophages périphériques. La plus grande partie du mésentéron est donc d'origine endodermique, mais une partie est fournie par le mésoderme, et c'est dans ce mésoderme que se déclanche le processus de différenciation. On conçoit aisément le passage au cas où le mésentéron est tout entier d'origine mésodermique, et où les vitellophages ne prennent plus aucune part à sa formation (la plupart des *Peracarida* et des Insectes).

Les deux bandelettes embryonnaires se rapprochent peu à peu sur la ligne médiane et se divisent en un certain nombre de lobes successifs. Chacun des lobes antérieurs, ou prostomiaux, se scinde en deux lobes secondaires, qui correspondent aux deux paires d'organes sensoriels du *prostomium*, ophtalmopodes et antennes I; en arrière ont apparu deux autres paires d'ébauches, qui sont celles des premiers véritables appendices segmentaires, antennes II et mandibules. Le *stomodéum* s'est formé dans le segment des antennes II, qui est donc le *segment buccal*.

L'embryon possède alors à l'état d'ébauches tous les appendices caractéristiques du *Nauplius*; ils se sont formés à peu près *simultanément*, et ce n'est qu'après un *temps d'arrêt* prolongé qu'il apparaîtra de nouveaux appendices et que commenceront à bourgeonner de nouveaux segments; l'embryon traverse donc dans l'œuf une *phase nauplienne* parfaitement caractérisée.

L'étude du développement ultérieur montre que la portion du corps qui s'étend entre les appendices naupliens et le telson correspond aux *segments maxillaires*, c'est-à-dire aux deux derniers segments céphaliques. Différentes considérations autorisent à généraliser ce résultat : le *Nauplius typique des Crustacés est constitué fondamentalement par le céphalon et le telson*.

Tout porte à croire que la première forme larvaire était jadis un *Archinauplius*, muni dès l'origine de tous les appendices du céphalon, tous équivalents. La formation plus tardive des deux paires de maxilles, dans les Crustacés actuels, serait le résultat d'une *hétérochronie*.

La *flexion ventrale* caractéristique de l'embryon des Décapo-

des se manifeste déjà dans l'embryon nauplien, dont l'extrémité postérieure s'individualise en une *papille caudale* qui se rabat ventralement d'arrière en avant.

Partout ailleurs, l'embryon est représenté exclusivement par sa face ventrale ou neurale, et tout le reste de l'œuf forme un gros *sac vitellin* dorsal enveloppé seulement d'une assise ectodermique lâche.

La partie du corps qui s'est différenciée d'emblée aux dépens de l'aire embryonnaire primitive, et où ont apparu finalement les deux paires de maxilles, constitue l'*embryon primaire*. Les segments postcéphaliques, avec leurs appendices, se formeront dans des *tissus secondaires*, bourgeonnés par une *zone d'accroissement subterminale* ; celle-ci consiste en deux anneaux concentriques de grosses cellules-mères qui entourent la papille caudale et se sont différenciés immédiatement en avant du telson ; l'un est formé d'*ectotéloblastes*, l'autre de *mésotéloblastes*.

Au début, les nouveaux tissus passent de la papille caudale dans la *lame embryonnaire*, c'est-à-dire dans la partie de l'embryon qui reste étalée à la surface même du vitellus. A leurs dépens s'organisent tout d'abord les trois premiers segments du péréion avec les trois paires de *maxillipèdes*.

Puis, une étroite bande homogène de tissus indifférenciés, qui renferme en puissance les *cinq derniers péréionites*, est en quelque sorte mise en réserve à l'extrémité postérieure de la lame embryonnaire, tandis que la papille caudale, qui est devenue l'*abdomen*, prend un grand développement et se scinde en segments successifs (pléonites). Les segments du corps ne se différencient donc pas suivant un ordre régulier d'avant en arrière ; dès le moment où les téloblastes commencent à bourgeonner, les processus morphogénétiques tendent à réaliser directement un *embryon prozoéen*, munis de tous les dispositifs structuraux qui caractérisent essentiellement la *Zoea*.

Un *embryon prozoéen typique* est temporairement réalisé dans les formes à gros œufs, qui éclosent à un état de développement plus avancé, et déjà munies de tous leurs appendices (à l'exception des uropodes). Ici encore, l'apparition des maxillipèdes est immédiatement suivie de la différenciation des segments du pléon, et on observe un temps d'arrêt très prolongé dans la formation des appendices successifs. Une mue

embryonnaire se produit à ce moment, donnant naissance à une cuticule exuviale ; celle-ci moule chacun des appendices antérieurs, y compris les maxillipèdes, mais elle formera une enveloppe commune à l'ensemble des appendices qui se développeront plus en arrière.

A mesure que le sac vitellin se réduit, devant l'envahissement des tissus de l'embryon, une grande partie des éléments ectodermiques de sa paroi se trouvent refoulés vers le pôle antérieur de l'œuf où ils se condensent en une *plaque apicale*, homologue de l'*organe dorsal* décrit dans un grand nombre d'Arthropodes ; ses éléments se désagrègent et se répandent dans le vitellus. Les changements qui se produisent à ce niveau dans la constitution du milieu interne de l'œuf peuvent se traduire par la formation d'*irradiations astériennes* dans le vitellus inerte.

L'analyse des processus par lesquels se dessine peu à peu dans l'aire embryonnaire la forme générale du corps conduit à admettre qu'ils sont régis par des *forces internes, d'origine intraprotoplasmique*. Les conditions actuelles influent dans une certaine mesure sur la marche du développement, mais n'interviennent pas dans le déterminisme du plan général de l'organisation.

De nombreuses particularités de l'ontogénèse ne peuvent s'expliquer qu'en faisant appel à certains épisodes de l'*histoire évolutive du phylum*. Il n'est pas permis de douter, par exemple, que les ancêtres lointains des *Palaemoninae* sortaient de l'œuf sous la forme d'un *Nauplius* ; ni que les espèces à gros œufs, où le développement est actuellement très condensé, dérivent de formes où l'éclosion mettait en liberté une *Zoea* typique.

L'attitude particulière de l'embryon, dont l'abdomen, replié d'arrière en avant, s'applique sur la face ventrale du céphalothorax, n'est pas le résultat de simples causes mécaniques actuelles. Elle est essentiellement déterminée par le fait qu'il s'individualise de très bonne heure, dès la phase nauplienne, une *lame caudale* libre ; la différenciation remarquablement précoce de cette lame est en rapport avec la grande importance physiologique de l'éventail caudal chez la larve.

D'une façon générale, les ébauches des différentes parties du

corps tendent à apparaître d'autant plus tôt, au cours de l'embryogénèse, qu'elles remplissent un rôle fonctionnel plus important dans l'organisme libre ; il peut en résulter des *hétérochronies*, qui altèrent plus ou moins profondément les processus primitifs.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1870. BENEDEN (E. van). — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. IV. Développement des genres *Anchorella*, *Lerneopoda*, *Brachiella* et *Hessia* (*Bull. Ac. Belg.* [2], XXIX, p. 223-254, 1 pl.).
1870. BENEDEN (E. van) et E. BESSELS. — Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes (*Mém. Ac. Belg.* XXXIV, 59 p., 5 pl.).
1893. a) BERGH (R.-S.). — Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. Zur Bildungsgeschichte des Keimstreifens von *Mysis* (*Zool. Jahrb. (Morph.)*, VI, p. 491-528, pl. XXVI-XXIX).
1893. b) BERGH (R.-S.). — *Id.* II. Die Drehung des Keimstreifens und die Stellung des Dorsalogans bei *Gammarus pulex* (*Zool. Jahrb. (Morph.)*, VII, p. 235-248, pl. XIII).
1873. BOBRETZKY (N.). — Sur l'embryologie des Arthropodes (Écrevisse et Palémon) (*Mém. Soc. Natural. Kiev*, III, p. 129-263, pl. I-VI [en russe]).
1874. BOBRETZKY (N.). — Zur Embryologie des *Oniscus murarius* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXIV, p. 179-203, pl. XXI-XXII).
1907. BOHRADAILE (L.-A.). — On the Classification of the Decapod Crustaceans (*Ann. Mag. Nat. Hist.* [7], XIX, p. 457-486).
1914. BRIDE (E.-W. Mc). — Text-book of Embryology. I. *Invertebrata* (1 vol., 692 p., London).
1882. BROOKS (W.-K.). — *Lucifer*: a Study in Morphology (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, CLXIII, p. 57-137, pl. I-XI).
1892. BROOKS (W.-K.) and F.-H. HERRICK. — The Embryology and Metamorphosis of the *Macroura* (*Mem. Nat. Ac. Sci. Washington*, V, p. 325-576, 57 pl.).
1891. BUMPUS (H.-C.). — The Embryology of the American Lobster (*Journ. Morph.*, V, p. 215-260, pl. XIV-XIX).
1909. CALMAN (W.-T.). — A Treatise on Zoology, edited by sir R. LANKES-TER, VII, 3, *Crustacea* (1 vol., VIII + 346 p., London).
1892. CANO (G.). — Sviluppo dei *Portunidi*. Morfologia dei *Portunidi* e *Corystoidei* (*Mem. Soc. ital. Sc.* [3], VIII, 30 p., 3 pl.).
1893. a) CANO (G.). — Sviluppo dei *Dromidei* (*Atti Accad. Napoli* [2], VI, 23 p., 2 pl.).
1893. b) CANO (G.). — Sviluppo e morfologia degli *Oxyrinchi* (*Mitt. Zool. Stat. Neapel*, X, p. 527-583, pl. XXXIV-XXXVI).
1879. FAXON (W.). — On the Development of *Palaemonetes vulgaris* (*Bull. Mus. comp. Zool.*, V, p. 303-330, pl. I-IV).
1908. FULINSKI (B.). — Beiträge zur embryonalen Entwicklung des Flusskrebses (*Zool. Anz.*, XXXIII).
1895. GORHAM (F.-P.). — The Cleavage of the Egg of *Virbius Zostericola* Smith. A Contribution to Crustacean Cytogeny (*Journ. Morph.*, XI, p. 741-746, pl. XXXVII).

1875. HÆCKEL (E.). — Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, IX, p. 402-508, pl. XIX-XXV).
1918. HERLANT (M.). — Comment agit la solution hypertonique dans la parthénogénèse expérimentale. I (*Arch. Zool. exp.*, LVII).
1895. HERRICK (F.-H.). — The American Lobster : a Study of its Habits and Development (*Bull. U. S. Fish Comm.*, 252 p., 64 pl.).
1885. ISHIKAWA (Ch.). — On the Development of a Freshwater Macrurous Crustacean, *Atyephyra compressa* de Haan (*Q. J. Micr. Sci.* [2], XXV, p. 391-428, pl. XXV-XXVIII).
1887. KINGSLEY (J. S.). — The Development of *Crangon vulgaris*, 2 Paper (*Bull. Essex Inst.*, XVIII, p. 99-153, 2 pl.).
1889. KINGSLEY (J.-S.). — *Id.*, 3 Paper (*Bull. Essex Inst.*, XXI, 42 p., 3 pl.).
1900. KISHINOUE (K.). — On the *Nauplius* Stage of *Penaeus* (*Zool. Anz.*, XXIII, p. 73-75).
1893. KORSCHULT (E.) und K. HEIDER. — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil (1 vol., 1509 p., Jena).
1909. KORSCHULT (E.) und K. HEIDER. — *Id.*, Allgemeiner Theil. 3 Lief., VII Cap. : Furchung (1 fasc. in-8°, p. 1-166, Jena).
1910. KORSCHULT (E.) und K. HEIDER. — *Id.*, Allgemeiner Theil. 4 Lief., VIII Cap. : Keimblätterbildung (1 fasc. in-8°, p. 167-470, Jena).
1915. MAN (J.-G. de). — On some European Species of the Genus *Leander* Desm., also a contribution to the fauna of Dutch Waters (*Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vereen* [2], XIV, p. 113-179, pl. X-XII).
1877. MAYER (P.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XI, p. 188-269, pl. XIII-XV).
1895. MURRICH (J. Pl. McI.). — Embryology of the Isopod *Crustacea* (*J. Morph. Boston*, XI).
1887. NUSBAUM (J.). — L'embryologie de *Mysis Chameleo* (Thompson) (*Arch. Zool. expér.* [2], V, p. 123-202, pl. V-XII).
1898. NUSBAUM (J.). — Zur Entwicklungsgeschichte des Mesoderms bei den parasitischen Isopoden (*Biol. Centralbl.*, XVIII, p. 557-569).
1898. NUSBAUM (J.) und W. SCHREIBER. — Beiträge zur Kenntnis der sog. Rückenorgane der Crustaceenembryonen (*Biol. Centralbl.*, XVIII, p. 736-746).
1886. REICHENBACH (H.). — Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses (*Abh. Senkenberg. Naturf. Ges., Frankfurt*, XIV, 137 p., 19 pl.).
1896. ROULE (L.). — Études sur le développement embryonnaire des Crustacés. 2. Développement du *Palaemon serratus* Latr. (*Ann. Sc. nat. Zool.* [8], II, 116 p., 10 pl.).
1919. ROULE (L.). — Sur les premières phases du développement embryonnaire chez *Palaemon serratus* Latr. (*C. R. Ac. Sci.*, CLVIII, p. 1059).
1911. SOLLAUD (E.). — *Desmocariss trispinosus* (= *Palaemonetes trispinosus* Aurivillius), type d'un nouveau genre, à nombreux caractères ancestraux, de Décapodes palémonides (*C. R. Ac. Sci.*, CLII, p. 913).
1912. SOLLAUD (E.). — Sur une nouvelle variété pœcilogonique du *Palaemonetes varians* Leach (*C. R. Ac. Sci.*, CLV, p. 1268).
1914. SOLLAUD (E.). — Recherches sur l'ontogénie des *Caridea*; relation entre la masse du vitellus nutritif de l'œuf et l'ordre d'apparition des appendices abdominaux (*C. R. Ac. Sci.*, CLVIII, p. 971).

1916. SOLLAUD (E.). — Recherches sur la bionomie des « Palémonides » des côtes de France (*Rec. Fonds Bonaparte*, I, 1915, p. 69).
1919. a). SOLLAUD (E.). — Les premières phases du développement embryonnaire chez *Leander squilla* Fabricius (*C. R. Ac. Sci.*, CLXVIII, p. 963).
1919. b). SOLLAUD. — A propos du développement embryonnaire des *Palaemonidæ* (*C. R. Ac. Sci.*, CLXVIII, p. 1231).
1922. SOLLAUD (E.). — Le comportement des larves de *Palaemonetes varians microgenitor* Boas ; changement de signe du phototropisme après la métamorphose (*A. F. A. S. Rouen 1921*, p. 671-673).
1881. ULIANIN (B.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Amphipoden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXV, p. 440-460, pl. XXIV).
1892. WELDON (W. F. R.). — The formation of the germ-layers in *Cran-gon vulgaris* (*Q. J. Micr. Sci.*, XXXIII, 23 p., 3 pl.).
-

PLANCHE I

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Oeufs de *Leander* examinés *in toto* après coloration à l'hémalun ou au glyc-hémalun. Fig. 1 à 4, *L. squilla* ; fig. 5 à 7, *L. serratus*. G. = 100.

- A.¹, A.², ébauches des antennes I et des antennes II.
- M., ébauches des mandibules.
- O., lobes ophthalmiques.
- D. g., disque germinatif.
- L., p., faisceaux latéraux et faisceau postérieur d'éléments blastodermiques en voie de migration.
- P. c., papille caudale.
- Pr., prostomium.
- I, II, premier et deuxième somites.

Fig. 1. — *Morula* âgée. En a, on voit autour du pôle vitellin une plage annulée, où les éléments, après avoir atteint la surface, se sont enfoncés à nouveau dans le vitellus. b, le même œuf vu par la face opposée.

Fig. 2. — L'œuf au moment où le *problastopore* vient de se former. a, face inférieure ; b, face supérieure.

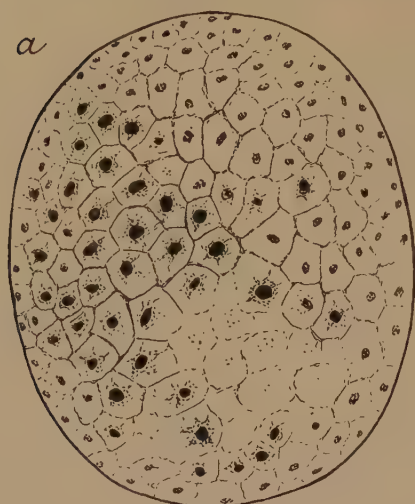
Fig. 3. — Formation de l'aire embryonnaire. Migration des éléments blastodermiques ; ceux du faisceau postérieur, *p*, pénètrent dans le blastopore ; ceux des faisceaux latéraux, *L*, donnent naissance aux lames mésectoblastiques et aux bandelettes embryonnaires. L'œuf *a* est vu par la face inférieure. l'œuf *b* par le côté droit.

Fig. 4. — En a, l'aire embryonnaire est définitivement constituée ; en b, le même œuf vu par la face opposée.

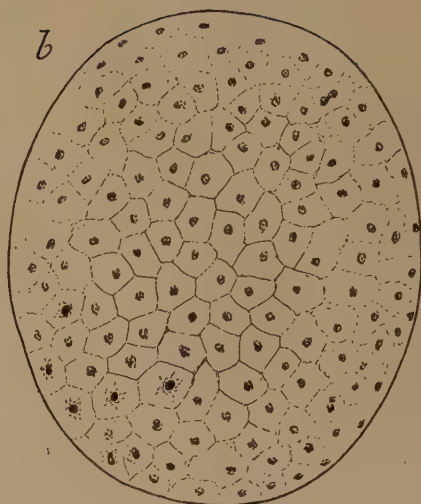
Fig. 5. — En a, première apparition des organes pairs de l'embryon nauplien ; en b, le même œuf vu par la face opposée.

Fig. 6. — Stade un peu plus avancé ; les deux bandelettes embryonnaires se sont soudées par leur extrémité antérieure.

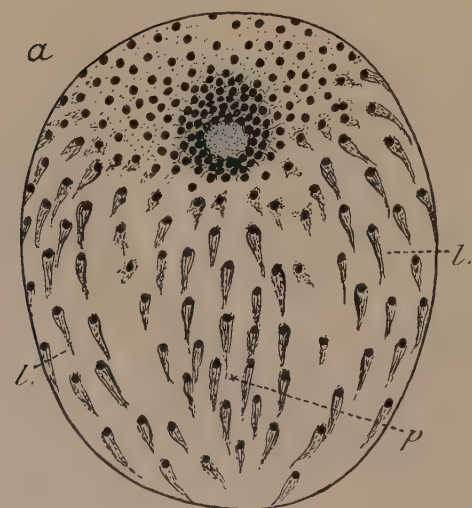
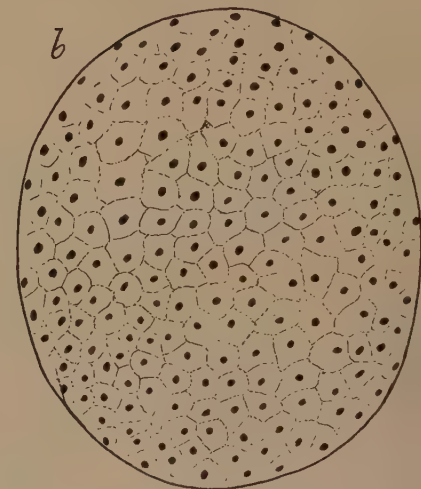
Fig. 7. — L'embryon nauplien est définitivement constitué ; on voit le *stomodéum* et le *proctodéum*, et la *papille caudale* est déjà formée ; l'anneau des *ectotéloblastes*, qui entoure le champ anal, est encore incomplet.



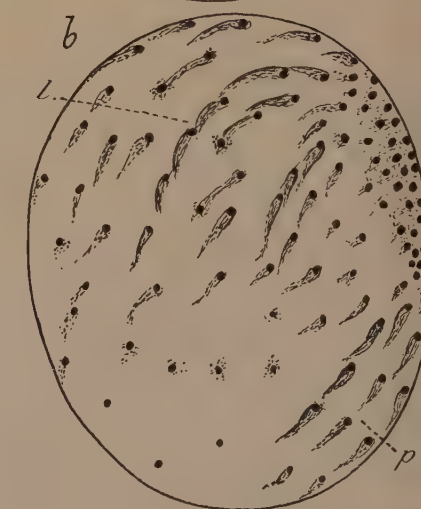
1.



2.



3.



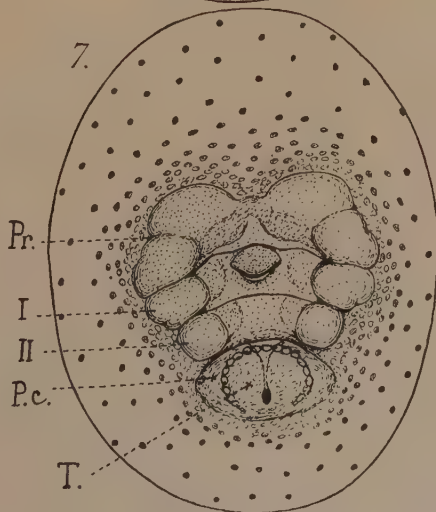
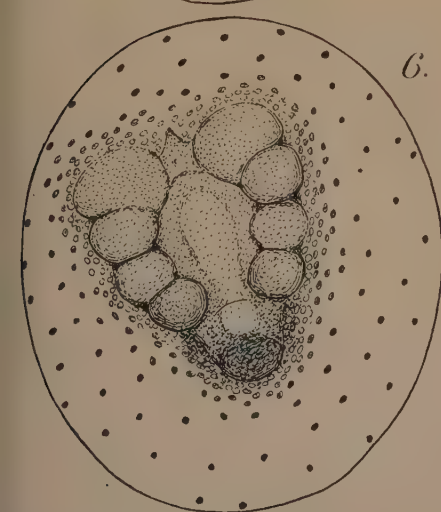
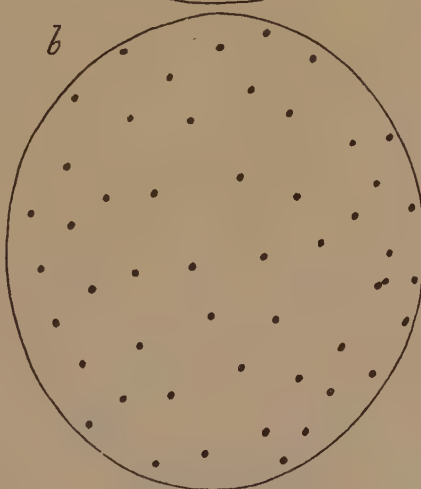
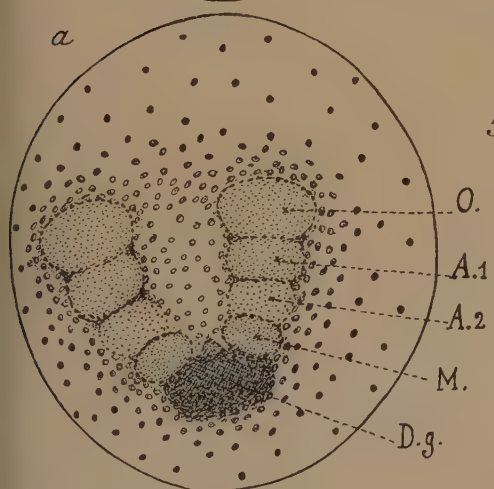
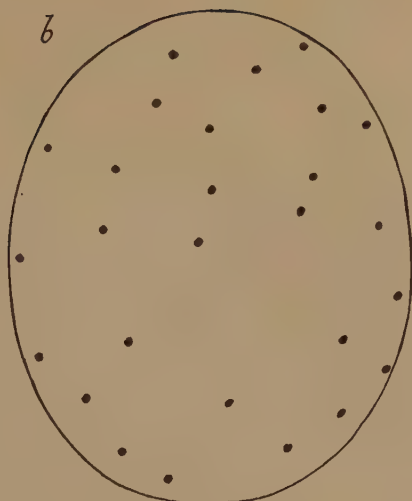
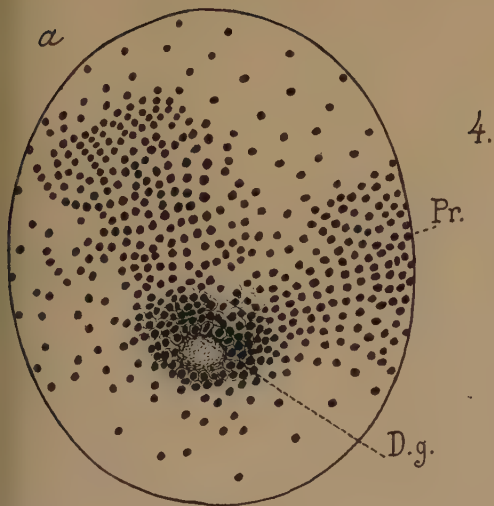


PLANCHE II

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Aires embryonnaires détachées du vitellus et examinées en surface, sans coloration dans les figures 14a, 14 et 16 (où l'on a indiqué cependant l'emplacement des ectotéloblastes, non visibles dans ces conditions), après coloration à l'hémalum dans les autres figures. Fig. 8 à 14, *Leander serratus*; fig. 15 et 16, *L. squilla*.

A	anus.
a ²	ébauches des antennes II.
B. bl.	bouchon blastoporique.
E. t.	ectotéloblastes.
F. st.	fente sternale.
l.	amas cellulaires latéraux de la base de la papille caudale.
m	ébauches des mandibules.
mx. I, II	ébauches des maxilles I et II.
mxp. I-III	ébauches des maxillipèdes I à III.
o	lobes ophthalmiques.
p.	lame postéro-dorsale d'ectoderme primaire.
t.	rangée de cellules ectodermiques représentant la première ébauche du telson.
T	telson.

Fig. 8. — Stade correspondant à peu près à celui de la figure 5; un certain nombre des cellules superficielles du *disque germinatif* s'enfoncent dans la profondeur, où elles donnent naissance à du mésoderme. G. = 340.

Fig. 9a et b. — Stade un peu plus avancé; le revêtement ectodermique du disque germinatif est définitivement constitué en avant du bouchon blastoporique. En a, G. = 180; en b, G. = 340.

Fig. 10. — La surface du bouchon blastoporique est envahie par les cellules de l'ébauche ectodermique du telson. G. = 340.

Fig. 11a et b. — *Embryon nauplien* (plus jeune que celui de la fig. 7) au moment de l'apparition de la *fente sternale*; la portion ventrale de l'anneau des *ectotéloblastes* vient de se différencier; on distingue bien les limites du *prostomium* et de chacun des deux premiers *somites*. En a, G. = 180; en b, G. = 340.

Fig. 12. — Partie postérieure du corps de l'embryon nauplien de la fig. 7. G. = 34

Fig. 13. — Stade un peu plus avancé; la zone germinative s'est complétée en arrière de l'anus, dans sa portion postérieure ou dorsale, tandis que sa portion antérieure pénètre sur la face interne de la papille caudale. G. = 340.

Fig. 14. — Les ébauches de tous les appendices du céphalon sont formées et la zone germinative a commencé à fonctionner (stade de la fig. XV, p. 141); le *labre* est déjà très développé, G. = 180.

Fig. 15. — Les ébauches des *maxillipèdes I* sont bien formées; les cellules groupées immédiatement en arrière, de chaque côté de la base de la papille caudale, viendront former les ébauches des *maxillipèdes II*. G. = 340.

Fig. 16. — *Embryon prozoéen* très jeune (stade des fig. XVI 1 et 2, p. 148). G. = 180.



E. Sollaud, del.

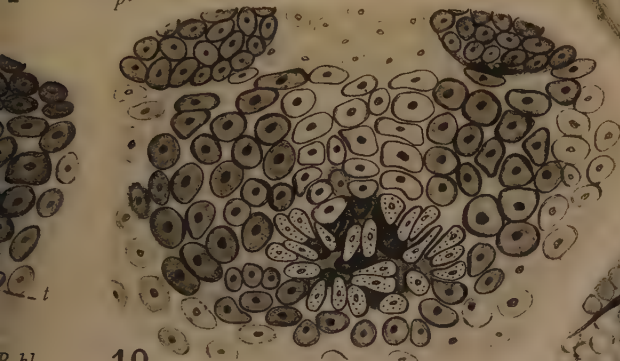
16



4



15



B. bl.

10



13



mxp. 1

mx. II

mxp. I

mxp. II

p

mxp. III

m

PLANCHE III

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

Coupes se rapportant à différents stades de la *segmentation* et de la *gastrulation*; fig. 17, et 20 à 23, *Leander squilla*; fig. 18 et 19, *L. serratus*.

Fig. 17. — OEuf insegmenté à deux noyaux. En a, le cytoplasme n'a été représenté qu'autour des noyaux, et on a dessiné les gouttelettes grasses du deutoplasme; la fig. b montre une portion du réticulum syncytial intravitellin avec un des noyaux. En a, G. = 58; en b, G. = 340.

Fig. 18 a et b. — OEuf au stade VIII. En a, G. = 58; en b, G. = 340.

Fig. 19. — OEuf au stade XVI. G. = 58.

Fig. 20. — *Morula* à 64 blastomères (stade de la fig. V 3 et 4, p. 46). — a, coupe médiane, vue d'ensemble; pôle protoplasmique en haut, pôle vitellin en bas; — b, une des énergides de la face inférieure. — c, deux blastomères de la face supérieure. En a, G. = 58; en b et c, G. = 340.

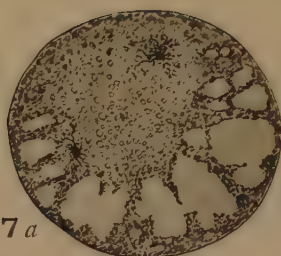
Fig. 21. — Début de la formation des cellules endovitellines primaires (stade de la fig. 1). a, coupe médiane, vue d'ensemble; b, c, d, portions de coupes voisines du pôle vitellin; e, portion de coupe voisine du pôle protoplasmique. En a, G. = 58; en b — e, G. = 340.

Fig. 22. — Coupe d'un œuf au stade la fig. 2, passant par le *problastopore*. G. = 340.

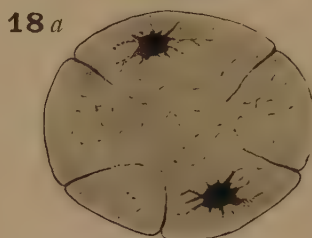
Fig. 23 a et b. — *Gastrulation*; coupe transversale passant par la fente archentérique. m, une des dernières cellules endovitellines primaires (*mésenchyme intravitellin*); v, les *vitellophages* avec les balles vitellines. En a, G. = 58; en b, G. = 350.



17 *b*



17 *a*



18 *a*



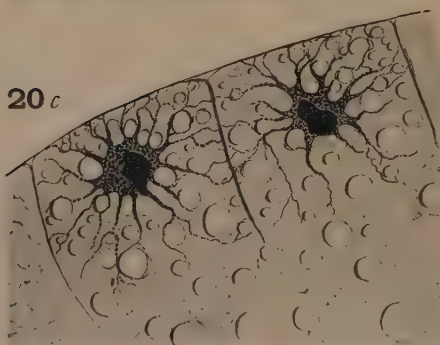
18 *b*



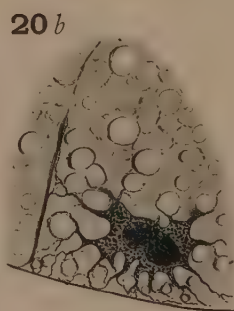
19



20 *a*

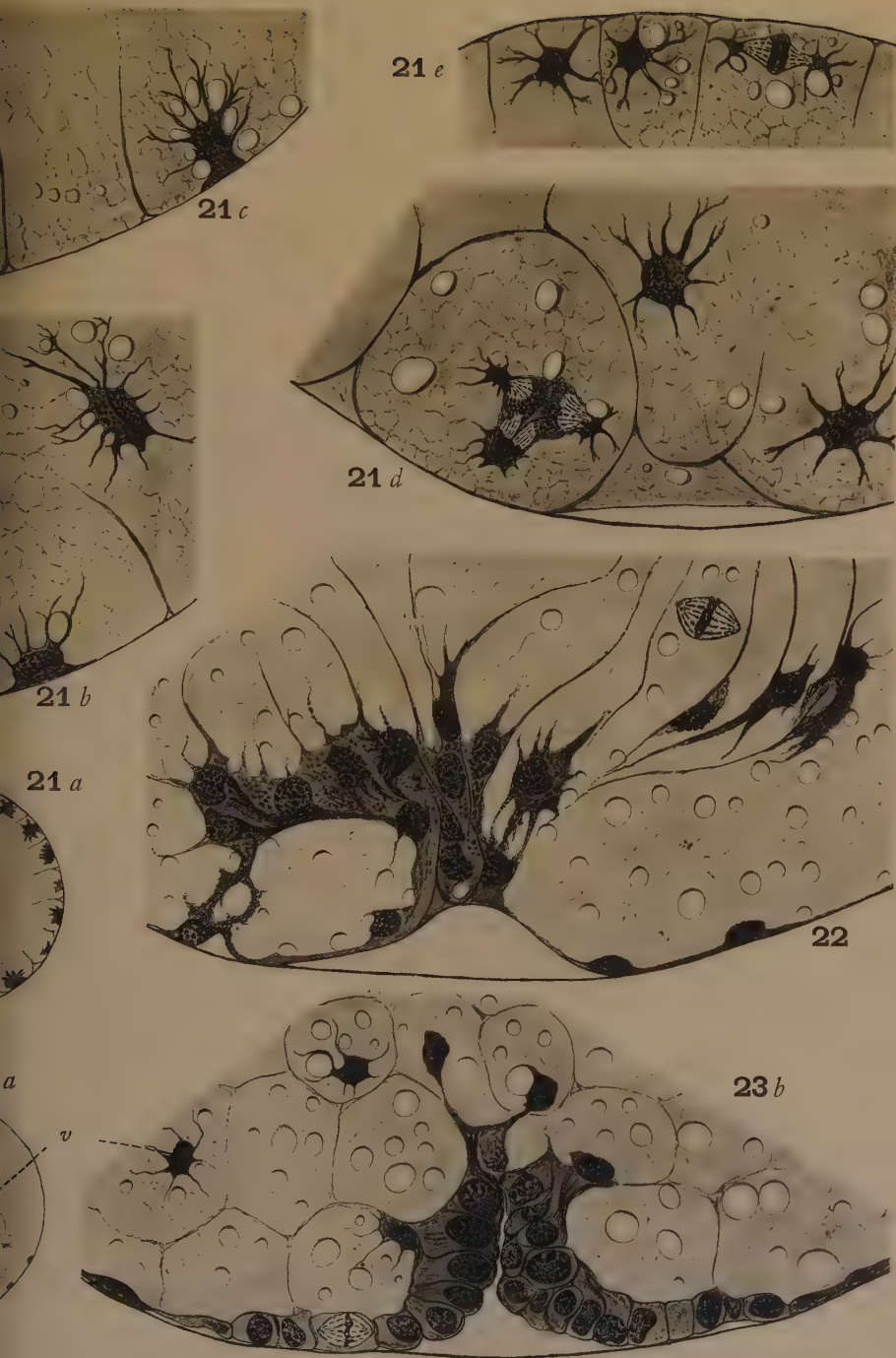


20 *c*



20 *b*





Phototypie Catala frères - Paris.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Coupes relatives à différents stades de l'embryogénèse (Dans la plupart des tissus, les noyaux seuls sont dessinés, les limites cellulaires étant généralement indistinctes : les téloblastes, les vitellophages et les cellules épithéliales de l'ébauche du mésentéron sont représentés à peu près sous leur aspect réel ; les autres tissus ont reçu des teintes conventionnelles qui facilitent leur distinction). Fig. 24 à 27, et fig. 30, *Leander squilla* : fig. 28 et 29, *L. serratus*.

B. bl.	bouchon blastoporique.
E. pr.	ectoderme primaire.
E. s.	ectoderme secondaire.
f. a.	fossette anale.
f. st.	fente sternale.
i. m.	premier rudiment du mésentéron.
M. pr.	mésoderme primaire.
M. s.	mésoderme secondaire.
st.	stomodéum.
T	mésoderme du telson.
tél.	téloblastes ventraux.
v.	vitellophages.

Fig. 24 a-c. — Coupes longitudinales médianes, stade de la fig. 4. La portion antérieure de l'aire blastoporique se désagrège (le phénomène est surtout visible en c). En a, G. = 50 ; en b, G. = 350 ; en c, G. = 500.

Fig. 25. — Coupe long. méd., stade un peu plus avancé que celui de la fig. 9. L'émission des vitellophages a cessé ; le mésoderme s'est étendu d'arrière en avant au-dessous de l'ectoderme de l'aire embryonnaire (noyaux des éléments ectodermiques plus foncés). Premier rudiment du *bourgeon stomodéal* (la coupe intéresse deux cellules ectodermiques et une mésodermique). G. = 340.

Fig. 26. — Coupe long. méd., st. un peu moins avancé que celui de la fig. 11. *Invagination stomodéale*. G. = 340.

Fig. 27. — Coupe long. méd. d'un embryon nauplien à peu près au même stade que celui de la fig. 7. La *fente sternale* s'enfonce perpendiculairement à la surface ; les ecto- et mésotéloblastes ventraux sont différenciés et la fossette anale (*proctodéum*) est formée. G. = 330.

Fig. 28 a et b. — Coupe long. méd. d'un embryon nauplien âgé, st. de la fig. 13. Le bouchon blastoporique se trouve englobé dans la *papille caudale* ; la zone germinative est entièrement différenciée, mais, bien qu'un ectotéloblaste montre une première mitose, son fonctionnement d'ensemble n'a pas encore commencé. En a, G. = 50 ; en b, G. = 340.

Fig. 29 a-c. — Embryon au st. des fig. 14 (pl. II) et XV (p. 141). a et b, coupes long. méd. ; c, coupe sagittale peu éloignée du plan médian. Chacun des téloblastes a bourgeonné 8 ou 9 éléments secondaires (teinte plus claire) ; en b, le *tractus proctodéal* (teinte foncée). La coupe c passe par l'un des bords latéraux de la lame intestinale mésodermique et montre un certain nombre de mitoses abortives. En a, G. = 50 ; en b et c, G. = 340.

Fig. 30 a et b. — Embryon plus avancé, st. de la fig. 15. a, coupe long. méd. ; b, coupe sagittale intéressant le bord du tractus proctodéal. Les tissus secondaires (teinte plus claire) ont commencé à passer dans la lame embryonnaire ; le proctodéum commence à se creuser d'une cavité axiale (en b, un vitellophage en voie de division directe). G. = 340.



E. Sollaud, del.



PLANCHE V

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

Coupes relatives à différents stades de l'embryogénèse.

Fig. 31 et 34, *Leander squilla*; fig. 32 et 33, *L. serratus*;
fig. 35, *Palaemon Lenzi*.

A	anus.
a ²	antennes II.
c	cœur.
En.	épithélium endodermique du mésentéron.
I. m.	portion mésodermique du mésentéron.
I. p.	intestin postérieur.
L.	labre.
M.pr.	mésoderme primaire.
mx ² .	maxilles II.
mxp. I, III.	maxillipèdes I, III.
p. a.	plaque apicale.
pc.	péricarde.
pr.	protocérébron.
st.	stomodéum.
v.	vitellophages.
I, II, III.	les 3 premiers péréionites.
x.	massif cellulaire renfermant en puissance les 3 derniers péréionites.

Fig. 31 a-e. — Embryon au stade des fig. 15 et 30, série de coupes longitudinales horizontales, perpendiculaires au plan de symétrie (l'extrémité postérieure de l'aire embryonnaire, qui recouvre l'un des pôles de l'œuf, se trouve coupée transversalement). a, coupe de la papille caudale, avec le proctodéum. — b, coupe passant par la base de la papille et le sommet du proctodéum. — c, rudiment du *mésentéron*; la partie médiane (en gouttière) mésodermique, les parties latérales endodermiques (En.) — d, bord supérieur du rudiment du *mésentéron*; la partie mésodermique (médiane) se distingue par les *mitoses abortives* d'un certain nombre d'éléments; les vitellophages viennent s'accoler à la lame intestinale (l'un d'eux en voie de division directe vers le haut de la fig.). — e, coupe passant par un niveau un peu plus élevé (remarquer la différence d'aspect des vitellophages centraux et des vitellophages périphériques). G. = 340.

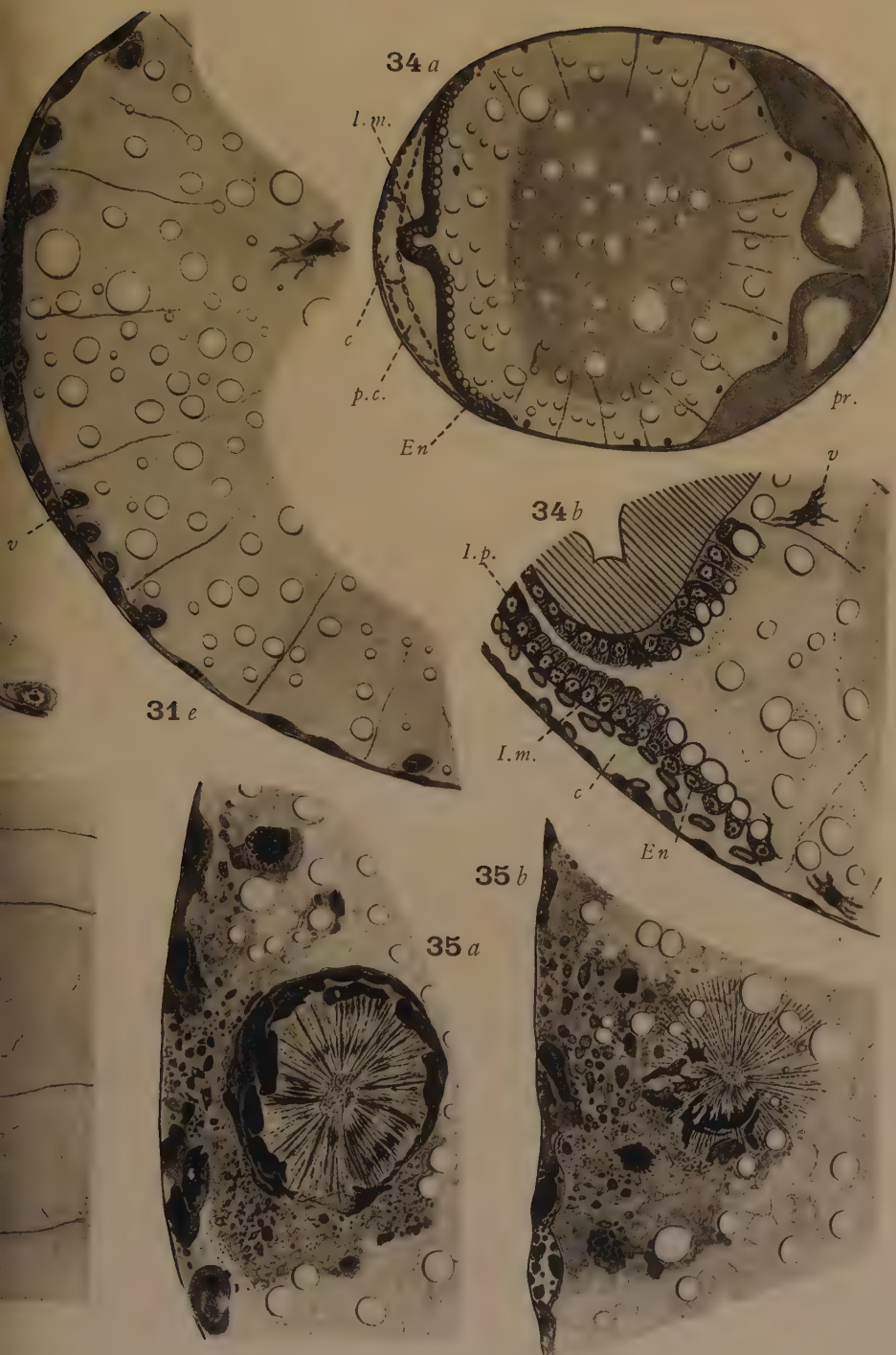
Fig. 32 a-c. — *Embryon prozoéen*. a et b, coupe long. méd.; la lame intestinale mésodermique a donné naissance à un court segment tubulaire (I. m.) prolongeant l'intestin postérieur (I. p.); les vitellophages ne sont pas encore venus s'accoler à ses bords dans le plan médian. c, coupe sagittale montrant l'un des lobes postéro-latéraux du *mésentéron* (ébauche de l'hépatopancréas). En a et c, G. = 110; en b, G. = 340.

Fig. 33 a et b. — Embryon prozoéen plus âgé, coupe long. méd. — a, vue d'ensemble montrant les *pyramides mésentériques*; b, portion de la coupe passant par la *plaque apicale*. En a, G. = 110; en b, G. = 340.

Fig. 34 a et b. — Embryon prozoéen âgé. — a, coupe long. horiz., perpendiculaire au plan de symétrie; b, coupe long. faite suivant le plan de symétrie. G. = 340.

Fig. 35 a et b. — Coupes passant par la plaque apicale d'un embryon prozoéen de *Palaemon Lenzi* et montrant deux *irradiations astériennes* dans le deutoplasme. G. = 340.





DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — Structure géologique du Jura.

Botanique. — La flore des districts littoraux du
Boulonnais.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 9 novembre 1922.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.

